

ISSN 1684-7318 (print)

ISSN 2541-8963 (online)

ПОВОЛЖСКИЙ ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Povolzhskiy Journal of Ecology

Номер 4

2025

Number 4

Институт проблем экологии и эволюции
им. А. Н. Северцова РАН
Саратовский национальный исследовательский
государственный университет
им. Н. Г. Чернышевского

ПОВОЛЖСКИЙ ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

№ 4 2025

Основан в январе 2002 г.
Выходит 4 раза в год

ISSN 1684-7318

Главный редактор
А. В. Суров — д. б. н., чл.-корр. РАН

Заместитель главного редактора
М. Л. Опарин — д. б. н., доц.

Ответственный секретарь
В. Г. Табачишин — к. б. н., доц.

Редакционная коллегия:

В. В. Аникин — д. б. н., проф.

К. К. Ахметов — д. б. н., проф.

С. Бешков — доктор

В. А. Болдырев — д. б. н., проф.

Д. Вайнарт — доктор, проф.

Д. Б. Гелашвили — д. б. н., проф.

Ю. Ю. Дгебуадзе — д. б. н., проф.,
академик РАН

Б. Р. Краснов — доктор, проф.

А. В. Крылов — д. б. н., проф., чл.-корр. РАН

Я. Кузяков — доктор, проф.

К. Г. Михайлов — к. б. н.

М. Б. Мостовский — доктор

В. В. Рожнов — д. б. н., академик РАН

Г. С. Розенберг — д. б. н., проф., чл.-корр. РАН

И. А. Трофимов — д. геогр. н.

Г. И. Шенброт — доктор, проф.

Адрес редакции: Россия, 410028, Саратов, ул.
Рабочая, 24, Саратовский филиал Института проблем
экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН,
редакция журнала "Поволжский экологический
журнал"

Тел.: 8-8452-228-123; факс: 8-8452-221-612

E-mail: povolzhskiy@sevin.ru

<http://sevin.elpub.ru>

A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution
of the Russian Academy of Sciences

Saratov State University

Povolzhskiy Journal of Ecology No. 4 2025

Founded in 2002.
4 issues per year

eISSN 2541-8963

Editor-in-chief
Dr Alexey V. Surov

Deputy editor-in-chief
Dr Mikhail L. Oparin (Saratov, Russia)

Executive secretary
Dr Vasily G. Tabachishin (Saratov, Russia)

Editorial Board:

Dr Prof. Vasily V. Anikin (Saratov, Russia)

Dr Prof. Kanat K. Akhmetov (Pavlodar, Kazakhstan)

Dr Stoyan Beshkov (Sofia, Bulgaria)

Dr Prof. Vladimir A. Boldyrev (Saratov, Russia)

Prof. Dietmar Weinert (Göttingen, Germany)

Dr Prof. David B. Gelashvili (Nizhni Novgorod, Russia)

Dr Prof. Yury Yu. Dgebuadze (Moscow, Russia)

Prof. Boris R. Krasnov (Beer-Sheva, Israel)

Dr Prof. Alexandr V. Krylov (Borok, Russia)

Prof. Yakov Kuzyakov (Göttingen, Germany)

Dr Kirill G. Mikhailov (Moscow, Russia)

Dr Mike B. Mostovski (Pietermaritzburg,
South Africa)

Dr Prof. Vyacheslav V. Rozhnov (Moscow, Russia)

Dr Prof. Gennady S. Rozenberg (Togliatti, Russia)

Dr Ilya A. Trofimov (Lobnya, Moscow region, Russia)

Prof. Georgy I. Shenbrot (Beer-Sheva, Israel)

Address of Edition:

Editorial Board of the "Povolzhskiy Journal of Ecology"
Saratov Branch of A. N. Severtsov Institute of Ecology
and Evolution, Russian Academy of Sciences
24 Rabochaya St., Saratov 410028, Russia
Tel.: 8-8452-228-123; fax: 8-8452-221-612
E-mail: povolzhskiy@sevin.ru
<https://sevin.elpub.ru>

refine your research
SCOPUS™

© Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова
РАН, 2025

© Саратовский национальный исследовательский государственный университет им. Н. Г. Чернышевского, 2025



Решением Президиума ВАК Министерства образования и науки РФ журнал включен в Перечень ведущих рецензируемых научных журналов и изданий, в которых рекомендуется публикация основных результатов диссертационных исследований на соискание ученой степени доктора и кандидата наук

СОДЕРЖАНИЕ

| | |
|--|-----|
| Беленкова В. В., Карманова Т. Н., Селезнев Д. Г., Суков А. В., Феоктистова Н. Ю. Сезонные особенности накопления тяжелых металлов и мышьяка в тканях полевых мышей (<i>Apodemus agrarius</i> Pallas, 1771) (Muridae, Rodentia), обитающих в парках г. Москвы | 381 |
| Белик В. П., Насрулаев Н. И. Малая горлица (<i>Streptopelia senegalensis</i>) (Columbidae, Aves) на юге России | 392 |
| Бонина О. М., Ефремова Е. А., Удадьцов Е. А., Самохина Е. Р. Разнообразие и распространение метацеркарий описторхид рыб в водоемах урбанизированных территорий | 412 |
| Захаров Е. С., Семёнова М. А., Захарова Н. Н., Ануфриев А. И. Суточная активность и температура тела соболя (<i>Martes zibellina</i> Linnaeus, 1758) (Mustelidae, Mammalia) в условиях клеточного содержания в Якутии | 425 |
| Микеров А. Н., Тихомирова Е. И., Моисеева Е. М., Кузянов Д. А., Телешева Е. М. Факторы, влияющие на увеличение доли токсигенных цианобактерий рода <i>Microcystis</i> (Chroococcales, Cyanobacteria) в источниках водоснабжения | 437 |
| Опарин М. Л., Мамаев А. Б., Опарина О. С., Сухов С. В. Демографическая структура волго-уральской популяции сайгаков (<i>Saiga tatarica</i> (Linnaeus, 1766)) (Bovidae, Mammalia), мигрирующих в Саратовское Заволжье | 452 |
| Пукинская М. Ю. Реконструкция истории нарушений чернично-сфагновых ельников в Центральном-Лесном заповеднике | 461 |
| Хляп Л. А., Коблик Е. А., Бобров В. В., Варшавский А. А. Видовое богатство и регионы высокого разнообразия наземных позвоночных России ... | 481 |

ЮБИЛЕИ

| | |
|---|-----|
| Сапанов М. К., Сиземская М. Л. Джаныбекский стационар – форпост защитного лесоразведения в полупустыне северного Прикаспия (к 75-летию юбилею) | 498 |
|---|-----|



CONTENTS

| | |
|--|-----|
| Belenkova V. V., Karmanova T. N., Seleznev D. G., Surov A. V., Feoktistova N. Yu. Seasonal features of the accumulation of heavy metals and arsenic in the tissues of striped field mice (<i>Apodemus agrarius</i> Pallas, 1771) (Muridae, Rodentia) in Moscow parks | 381 |
| Belik V. P., Nasrulaev N. I. Palm Dove (<i>Streptopelia senegalensis</i>) (Columbidae, Aves) in the southern Russia | 392 |
| Bonina O. M., Efremova E. A., Udaltsov E. A., Samokhina E. R. Diversity and distribution of opisthorchid metacercariae in fishes in water bodies of urbanized territories | 412 |
| Zakharov E. S., Semyonova M. A., Zakharova N. N., Anufriev A. I. Daily activity and body temperature of the sable (<i>Martes zibellina</i> Linnaeus, 1758) (Mustelidae, Mammalia) in cage conditions in Yakutia | 425 |
| Mikero A. N., Tikhomirova E. I., Moiseeva E. M., Kuzyanov D. A., Telesheva E. M. Factors influencing the increase in the proportion of toxigenic cyanobacteria of the genus <i>Microcystis</i> (Chroococcales, Cyanobacteria) in water supply sources | 437 |
| Oparin M. L., Mamaev A. B., Oparina O. S., Sukhov S. V. Demographic structure of the Volga-Ural population of saiga antelopes (<i>Saiga tatarica</i> (Linnaeus, 1766)) (Bovidae, Mammalia) migrating to the Saratov Trans-Volga region | 452 |
| Pukinskaya M. Yu. Reconstruction of the disturbances history of blueberry-sphagnum spruce forests in the Central Forest Reserve | 461 |
| Khlyap L. A., Koblik E. A., Bobrov V. V., Varshavskiy A. A. Species richness and regions of high diversity of terrestrial vertebrates in Russia | 481 |

JUBILEES

| | |
|--|-----|
| Sapanov M. K., Sizemskaya M. L. Dzhanybek Station as an outpost of protective afforestation in the semi-desert of the northern Caspian region (on its 75 th anniversary) | 498 |
|--|-----|

Оригинальная статья

УДК 575.17:599.323.42

<https://doi.org/10.35885/1684-7318-2025-4-381-391>

СЕЗОННЫЕ ОСОБЕННОСТИ НАКОПЛЕНИЯ ТЯЖЕЛЫХ МЕТАЛЛОВ И МЫШЬЯКА В ТКАНЯХ ПОЛЕВЫХ МЫШЕЙ (*APODEMUS AGRARIUS* PALLAS, 1771) (MURIDAE, RODENTIA), ОБИТАЮЩИХ В ПАРКАХ г. МОСКВЫ

В. В. Беленкова¹, Т. Н. Карманова¹, Д. Г. Селезнев²,
А. В. Суров¹, Н. Ю. Феоктистова^{1✉}

¹ Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
Россия, 119071, г. Москва, Ленинский проспект, д. 33

² Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН
Россия, 152742, Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок

Поступила в редакцию 19.04.2025 г., после доработки 17.05.2025 г., принята 20.05.2025 г., опубликована 17.12.2025 г.

Аннотация. В своей предыдущей работе (Belenkova et al., 2025) мы исследовали накопление тяжелых металлов в органах и тканях полевых мышей в весенний период. Данные о сезонных особенностях биоаккумуляции противоречивы. Мы повторили работу на выборках полевых мышей, отловленных осенью, и сравнили полученные данные с весенними. Показано, что в целом концентрация тяжелых металлов (особенно Pb) весной превышает осенние показатели. При этом особенности накопления ТМ в тканях зверьков в конкретных парках сохранились, т.е. наиболее загрязненным остался Филевский парк, а наиболее чистым – Останкинский. Полученные результаты в перспективе могут быть использованы для создания тест-систем, позволяющих проводить комплексную оценку экологического состояния городских экосистем с учетом сезонной и пространственной динамики циркуляции тяжелых металлов в окружающей среде и в организме свободноживущих видов.

Ключевые слова: урбоценоз, тяжелые металлы, мышьяк, сезонные различия, экологическое состояние

Финансирование. Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда (проект № 24-24-20023).

Соблюдение этических норм. Протоколы с использованием животных были одобрены Комиссией по биоэтике Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН (протокол № 226 от 04.03.2024 г.).

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

✉ Для корреспонденции. Лаборатория сравнительной этологии и биокommunikации Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН.

ORCID и e-mail адреса: Беленкова Валерия Викторовна: <https://orcid.org/0009-0008-5634-0115>, vbelenkova@yandex.ru; Карманова Татьяна Николаевна: <https://orcid.org/0000-0001-9287-5928>, karmanovs94@mail.ru; Селезнев Дмитрий Геннадьевич: <https://orcid.org/0000-0003-2782-1696>, dmitriy@seleznev.name; Суров Алексей Васильевич: <https://orcid.org/0000-0003-2030-8910>, surov@sevin.ru; Феоктистова Наталья Юрьевна: <https://orcid.org/0000-0003-4010-2880>; feoktistovanyu@gmail.com.

Для цитирования. Беленкова В. В., Карманова Т. Н., Селезнев Д. Г., Суров А. В., Феоктистова Н. Ю. Сезонные особенности накопления тяжелых металлов и мышьяка в тканях полевых мышей (*Apodemus agrarius* Pallas, 1771) (Muridae, Rodentia), обитающих в парках г. Москвы // Поволжский экологический журнал. 2025. № 4. С. 381 – 391. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2025-4-381-391>

ВВЕДЕНИЕ

Загрязнение мегаполисов тяжелыми металлами (ТМ) – серьезная экологическая проблема, которая требует постоянного и пристального внимания (Nasrabadi et al., 2010; Başlar et al., 2011; Ahmad et al., 2018; Zhang et al., 2023). Как одна из основных групп поллютантов, они представляют угрозу окружающей среде и здоровью человека, поскольку могут длительное время сохраняться в почве, накапливаться в организме животных и тканях растений, следуя каскадным эффектам по пищевым цепям (Clemens, Ma, 2016; Zaynab et al., 2022; Cui et al., 2024). Очевидно, что наиболее сильно загрязнение ТМ должно проявляться в городах с интенсивным движением транспорта и вблизи крупных объектов промышленного производства. При этом анализа воды, почвы и воздуха по отдельности недостаточно для адекватной оценки опасности таких веществ для здоровья человека и животных (Talmage, Walton, 1991). Поэтому важно проводить мониторинг состояния окружающей среды с участием диких животных, обитающих рядом с человеком (Beernaert et al., 2007). Показано, что мелкие млекопитающие и, в частности, грызуны служат чувствительными биоиндикаторами воздействия загрязняющих веществ на окружающую среду (Beernaert et al., 2007; Zarrintab, Mirzaei, 2017; Ecke et al., 2020). Мелких наземных млекопитающих (таких как землеройки, полевки и мыши) успешно используют в биомониторинге и эко-токсикологических исследованиях (Al Sayegh Petkovšek et al., 2014). Они более восприимчивы к воздействию поллютантов из-за небольших размеров тела и высокой скорости метаболизма (Levengood, Heske, 2008). Количество исследований по биоаккумуляции ТМ и их токсическому воздействию на организм животных, в том числе мелких млекопитающих, постоянно растет. Считается, что мелкие млекопитающие, используемые в качестве видов-биоиндикаторов, должны соответствовать следующим критериям (Komarnicki, 2000): 1) высокая численность в урбоценозах; 2) низкий уровень миграции и небольшие участки обитания, что позволяет выявлять особенности локальных источников загрязнений (Flickinger, Nichols, 1990). Миграция может маскировать негативные последствия загрязнения окружающей среды (Wren, 1986); 3) высокая относительная продолжительность жизни для оценки возможных долгосрочных последствий, например, накопления ТМ или нарушений здоровья в результате длительного воздействия.

Полевые мыши (*Apodemus agrarius* Pallas, 1771), обитающие во всех парках г. Москвы, удовлетворяют по крайней мере двум из указанных условий. Для них характерны относительно небольшие участки обитания (около 2400 м²) и невысокая миграционная активность, что является важным для сравнения экологической обстановки в разных районах города (Tikhonova et al., 2012). Последние четверть

века полевая мышь стала абсолютным доминантом на незастроенных территориях города.

В своей предыдущей работе (Belenkova et al., 2025) мы исследовали уровень загрязнения ТМ органов и тканей полевых мышей в весенний период. Мы показали, что средние концентрации большинства ТМ в тканях животных, обитающих в исследованных парках, достоверно различаются. Больше всего они накапливаются в шерсти, меньше – в мышцах, печени и костях. Наименее загрязненным по показателям биоаккумуляции в шерсти, мышцах и печени оказался наиболее удаленный от центра города Терлецкий парк. Таким образом, биоаккумуляция ТМ происходит по-разному в тканях и органах свободноживущих полевых мышей, при этом расстояние от центра города не всегда отражается на этом показателе. Однако за рамками исследования остался вопрос сезонных особенностей биоаккумуляции ТМ в организме полевых мышей. В ряде работ показано, что сезон может влиять на уровень воздействия загрязняющих веществ. Например, исследование накопления полихлорированных дибензо-*n*-диоксинов и дибензофуранов (ПХДД/Ф) в Москве (в окрестностях полигона Саларьево) у рыжих полевок (*Myodes glareolus*) показало повышенное содержание этих загрязнителей у осенних зверьков по сравнению с весенними (Roumak et al., 2022). Однако комплексный анализ 69 элементов и 50 органических соединений у тех же рыжих полевок в пяти зонах мониторинга, охватывающих три биогеографических региона Швеции (в рамках Шведской национальной программы мониторинга окружающей среды мелких грызунов (NEMPSR)), показал иную картину. Концентрации ТМ и органических загрязнителей у взрослых особей рыжих полевок изменялись в зависимости от сезона, при этом большинство концентраций органических загрязнителей и ТМ были выше весной, что, скорее всего, вызвано изменениями в рационе питания и/или возрастными различиями (Ecke et al., 2020).

Цель настоящего исследования – оценить сезонные особенности накопления ТМ (Fe, Mn, Zn, Sr, Ni, Pb, Cr, Cu) и металлоида As в разных органах и тканях полевых мышей, обитающих в четырех парках г. Москвы, расположенных в разных зонах урбанизации.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Сбор материала проводили в сентябре – октябре 2024 г. в четырех парках г. Москвы, расположенных в нескольких зонах урбанизации, по классификации Г. Н. Тихоновой с соавторами (Tikhonova et al., 2012): Нескучный сад (III зона урбанизации), Останкинский парк (IV зона урбанизации), Филёвский парк (V зона урбанизации), Терлецкий парк (VI зона урбанизации).

Отлов грызунов и пробоподготовка образцов проводились аналогично указанному в статье В. В. Беленковой с соавторами (Belenkova et al., 2025). Всего было собрано 160 образцов от 40 особей полевой мыши. Качественный и количественный анализ образцов проводился в лаборатории экологического мониторинга регионов АЭС и биоиндикации Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН на энергодисперсионном TXRF спектрометре S2 PicoFox (Bruker, Германия) по методике ISO/TS 18705:2015 (Surface chemical analysis – Use of Total Reflection X-ray Fluorescence spectroscopy in biological and environmental analysis).

Статистическая обработка результатов. Для разведочного анализа совместного накопления химических элементов в образцах использовали корреляцию Пирсона. Для установления особенностей накопления ТМ и As органами и различий по паркам применялся перестановочный ковариационный анализ с 10000 перестановками на каждое сравнение и факторами «парк» и «орган» в качестве ковариат соответственно. В качестве метода снижения размерности многомерной матрицы накопления металлов использовали анализ главных компонент (Principal Component Analysis – PCA) на стандартизированных данных. Расчёты проводили в среде статистического анализа R 4.2 (R Core Team, 2023) с использованием пакетов *vegan* (Oksanen et al., 2012), *permuco* (Frossard, Renaud, 2019).

РЕЗУЛЬТАТЫ

В органах и тканях полевых мышей в осенний период установлена сильная скоррелированность следующих элементов: Cr, Mn, Fe, Cu и Zn (коэффициент корреляции $0.66 < r < 0.89$). С ними слабее положительно связаны Sr и Pb ($0.25 < r < 0.57$). Накопление As очень слабо связано с накоплением Cr, Cu и Pb ($0.2 < r < 0.24$), а накопление Ni положительно коррелирует только с накоплением Cu ($r = 0.31$) (рис. 1).

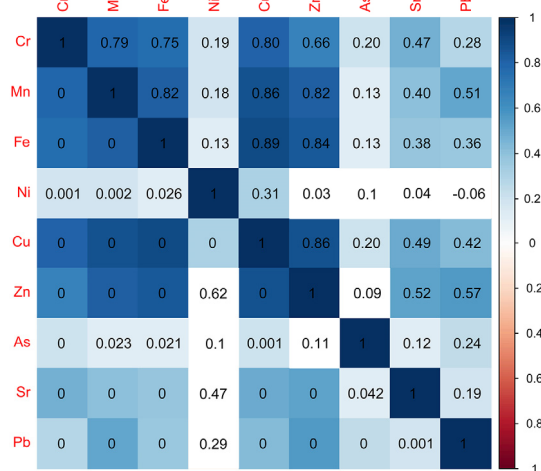


Рис. 1. Корреляции накопления химических элементов в тканях полевых мышей в осеннее время. Выше диагонали приведены коэффициенты корреляции, ниже – уровень их значимости. Белым фоном показаны статистически незначимые коэффициенты

Fig. 1. Correlations of the accumulation of chemical elements in the tissues of striped field mice in the autumn. The correlation coefficients are displayed above the diagonal, with their respective significance levels shown below. Statistically insignificant coefficients are shown with a white background

Различия в накоплении ТМ и As в органах и тканях полевых мышей с параметром «парки» в качестве ковариаты представлены в табл. 1. Анализ подтвердил, что большинство ТМ накапливается в шерсти зверьков. Сравнение по сезонам показало, что в костях полевых мышей накопление Mn, Fe, As и Pb было достоверно выше весной, а Zn, напротив, осенью. В мышцах содержание ТМ в весенних выборках также оказалось более высоким, чем в осенних по всем элементам, кроме Sr и Mn, по которым оно по сезонам не различалось. Интересно, что именно эти два элемента в шерсти содержались в достоверно большем количестве как раз осенью. В то же время концентрация Pb была достоверно более высокой во всех органах и тканях именно весной.

Когда в качестве ковариаты были взяты органы, то есть срав-

СЕЗОННЫЕ ОСОБЕННОСТИ НАКОПЛЕНИЯ ТЯЖЕЛЫХ МЕТАЛЛОВ

нение велось только по паркам без учета накопления в органах и тканях, результаты получились следующими. В Нескучном саду эффект накопления всех элементов, кроме Mn, Sr и Ni, сильнее проявлялся в весеннее время. По Останкинскому парку достоверные отличия между весенними и осенними выборками были получены только для Pb: его концентрация была достоверно более высокой также весной. Однако в Филевском парке достоверно более высокие концентрации Cr и Sr обнаружены в осеннее время, а Pb и As – в весеннее. Остальные значения достоверно не отличались, но содержание большинства практически всех ТМ в Филевском парке было выше, чем в других парках независимо от сезона года (табл. 2).

Таблица 1. Накопление тяжелых металлов и мышьяка в исследованных органах и тканях полевых мышей в разные сезоны года

Table 1. Accumulation of heavy metals and arsenic in the studied organs and tissues of striped field mice in different seasons of the year

| Ткань, орган / Tissue, organ | Сезон / Season | Химический элемент / Chemical elements | | | | | | | | |
|---------------------------------|---------------------|--|-------------|--------------|-------------|-------------|--------------|---------------|-------------|-------------|
| | | Cr | Mn | Fe | Ni | Cu | Zn | As | Sr | Pb |
| Кости / Bones | par <i>p-value</i> | 0.0663 | 0 | 0.0025 | 0.0972 | 0.1112 | 0.0012 | 0.0022 | 0.089 | 0.0074 |
| | perm <i>p-value</i> | 0.0623 | <0.0001 | 0.0017 | 0.099 | 0.1104 | 0.001 | 0.0014 | 0.0852 | 0.0005 |
| | Осень / Autumn | 0.25 | 0.51 | 51.17 | 0.11 | 3.29 | 35.97 | 0.002 | 18.32 | 0.12 |
| | Весна / Spring | 0.36 | 1.45 | 57.02 | 0.09 | 2.66 | 31.24 | 0.0056 | 17.04 | 0.28 |
| Шерсть / Fur | par <i>p-value</i> | 0.0002 | 0.0426 | 0.5253 | 0.2855 | 0.9461 | 0.7524 | 0.0884 | 0.1529 | 0.0111 |
| | perm <i>p-value</i> | 0.0002 | 0.0386 | 0.5353 | 0.2889 | 0.9449 | 0.769 | 0.0843 | 0.1579 | 0.009 |
| | Осень / Autumn | 1.98 | 6.33 | 218.69 | 0.10 | 16.35 | 233.76 | 0.0043 | 20.08 | 1.05 |
| | Весна / Spring | 1.17 | 5.7 | 224.78 | 0.12 | 16.30 | 236.59 | 0.0087 | 18.55 | 1.43 |
| Печень / Liver | par <i>p-value</i> | 0.0069 | 0.1125 | 0.14 | 0.6734 | 0.0476 | 0.0014 | 0.8391 | 0.1441 | 0.033 |
| | perm <i>p-value</i> | 0.003 | 0.1149 | 0.15 | 0.8229 | 0.0451 | 0.0011 | 0.9045 | 0.1515 | 0.0285 |
| | Осень / Autumn | 0.074 | 1.46 | 128.27 | 0.04 | 4.44 | 49.26 | 0.0037 | 1.90 | 0.14 |
| | Весна / Spring | 0.04 | 1.22 | 121.53 | 0.06 | 5.06 | 52.01 | 0.0031 | 2.10 | 0.21 |
| Мышцы / Muscles | par <i>p-value</i> | 0.5103 | 0.0987 | 0.0001 | 0 | 0 | 0 | 0.0379 | 0 | 0.0001 |
| | perm <i>p-value</i> | 0.5221 | 0.1022 | 0.0001 | 0.0001 | 0.0001 | 0.0001 | 0.0374 | 0.0001 | 0.0003 |
| | Осень / Autumn | 0.14 | 0.56 | 27.34 | 0.09 | 2.91 | 10.50 | 0.0056 | 3.19 | 0.27 |
| | Весна / Spring | 0.12 | 0.72 | 33.10 | 0.24 | 4.30 | 13.12 | 0.0097 | 4.20 | 0.53 |

Примечание. par *p-value* – параметрический уровень значимости, perm *p-value* – перестановочный уровень значимости. В строках «Осень» и «Весна» приведены размеры эффекта – средние значения накопления элемента в ткани, нормированные на ковариату «парк». Жирным шрифтом выделены максимальные значения там, где различия значимы.

Note. par *p-value* is the parametric significance level, and perm *p-value* is the permuted significance level. The effect sizes are shown in the “Autumn” and “Spring” lines: the average values of accumulation of each element in the tissue, normalized to the covariate of the “park”. The maximum values are highlighted in bold where the differences are significant.

Анализ PCA располагает образцы в пространстве двух главных компонент, суммарно объясняющих 66.3% дисперсии признаков (рис. 2). Он позволяет визуально оценить зависимость накопления ТМ от трех параметров образцов: «сезона», «парка» и «ткани». Ось абсцисс (53.9% дисперсии) обратно пропорциональна накоплению группы высоко скоррелированных металлов: Cu, Fe, Mn, Cr, Zn, и, в меньшей степени, Sr. По этой компоненте максимальные значения имеет их накопление в шерсти в парке Фили в оба сезона, повышенные – в шерсти в Терлецком парке осенью и в Нескучном саду весной. Ось ординат (12.4% дисперсии) имеет существенно меньшее значение и обратно пропорциональна накоплению Ni.

Таблица 2. Накопление химических элементов суммарно во всех исследованных тканях и органах полевых мышей в 4 парках г. Москвы в разные сезоны года

Table 2. Accumulation of chemical elements in total in all studied tissues and organs of striped field mice in the four parks in different seasons of the year

| Местоположение / Location | Сезон / Season | Химический элемент / Chemical elements | | | | | | | | |
|------------------------------------|----------------------|--|--------|---------------|--------------|-------------|---------------|---------------|--------------|-------------|
| | | Cr | Mn | Fe | Ni | Cu | Zn | As | Sr | Pb |
| Филёвский парк / Filevsky Park | par <i>p</i> -value | 0.0029 | 0.33 | 0.9866 | 0.6753 | 0.6004 | 0.4705 | 0.0203 | 0.0062 | 0.001 |
| | perm <i>p</i> -value | 0.0015 | 0.341 | 0.9885 | 0.674 | 0.6091 | 0.4975 | 0.019 | 0.0032 | 0.0003 |
| | Осень / Autumn | 1.33 | 3.77 | 164.39 | 0.33 | 12.11 | 98.67 | 0.005 | 14.58 | 0.29 |
| | Весна / Spring | 0.89 | 3.56 | 164.53 | 0.34 | 11.85 | 101.61 | 0.007 | 11.53 | 0.46 |
| Нескучный сад / Neskuchny Garden | par <i>p</i> -value | 0.0009 | 0.3267 | 0.0001 | NA | 0 | 0.0001 | 0.0145 | 0.4719 | 0 |
| | perm <i>p</i> -value | 0.001 | 0.3293 | 0.0001 | NA | 0.0001 | 0.0001 | 0.0116 | 0.4895 | 0.0001 |
| | Осень / Autumn | 0.25 | 1.15 | 89.44 | 0 | 4.83 | 95.17 | 0.0052 | 11.12 | 0.22 |
| | Весна / Spring | 0.39 | 1.25 | 107.28 | 0 | 6.65 | 110.14 | 0.0125 | 11.47 | 0.76 |
| Останкинский парк / Ostankino Park | par <i>p</i> -value | 0.9764 | 0.1033 | 0.1572 | 0.3449 | 0.2162 | 0.5005 | 0.528 | 0.9424 | 0.0012 |
| | perm <i>p</i> -value | 0.9807 | 0.105 | 0.1564 | 0.4374 | 0.2151 | 0.5043 | 0.5324 | 0.946 | 0.0009 |
| | Осень / Autumn | 0.10 | 1.56 | 84.21 | 0.02 | 5.51 | 63.52 | 0.0005 | 11.19 | 0.48 |
| | Весна / Spring | 0.10 | 1.69 | 86.74 | 0.06 | 4.95 | 65.21 | 0.0008 | 11.23 | 0.71 |
| Терлецкий парк / Terletsky Park | par <i>p</i> -value | 0.0032 | 0.5822 | 0.098 | 0.0008 | 0.7379 | 0.0097 | 0.5201 | 0.4495 | 0.2294 |
| | perm <i>p</i> -value | 0.0028 | 0.5793 | 0.0952 | 0.0005 | 0.7492 | 0.0008 | 0.6145 | 0.4521 | 0.2342 |
| | Осень / Autumn | 1.02 | 2.98 | 97.41 | 0.039 | 5.93 | 85.15 | 0.0043 | 9.60 | 0.65 |
| | Весна / Spring | 0.38 | 3.21 | 86.21 | 0.145 | 5.70 | 64.09 | 0.0061 | 10.06 | 0.52 |

Примечание. par *p*-value – параметрический уровень значимости, perm *p*-value – перестановочный уровень значимости. В строках «Осень» и «Весна» приведены размеры эффекта – средние значения накопления элемента в ткани, нормированные на ковариату «ткань». Жирным шрифтом выделены максимальные значения там, где различия значимы.

Note. par *p*-value is the parametric significance level, and perm *p*-value is the permuted significance level. The effect sizes are shown in the “Autumn” and “Spring” lines: the average values of accumulation of each element in the park, normalized to the covariate of the “tissue”. The maximum values are highlighted in bold where the differences are significant.

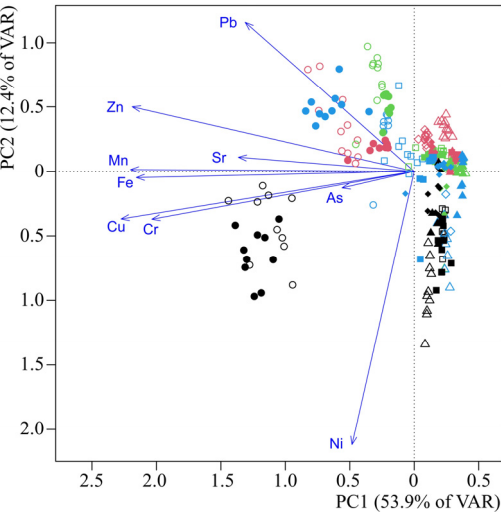


Рис. 2. Ординационная диаграмма PCA; цвет – названия парков: Останкинский парк – зелёный, Нескучный сад – красный, Филёвский парк – чёрный, Терлецкий парк – голубой; маркеры – ткани и органы: круг – шерсть, квадрат – кости, ромб – печень, треугольник – мышцы, полые маркеры – весна, заполненные – осень

Fig. 2. PCA ordination diagram. Color – the names of the parks: Ostankino Park – green, Neskuchny Garden – red, Filevsky Park – black, Terletsky Park – cyan. Markers – tissues and organs: circle – fur, square – bones, rhombus – liver, triangle – muscles, hollow markers – spring, filled – autumn

По второй компоненте повышенные значения демонстрируют образцы мышц, взятые весной в парках Фили и Терлецком. Pb занимает промежуточное положение между двумя главными компонентами. С ним связано повышенное накопление в образцах шерсти из Нескучного сада и Останкинского парка, взятых весной, и из Терлецкого парка, взятых осенью. Вектор As короткий из-за минимального накопления этого элемента в образцах.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В данной работе мы подтвердили, что в шерсти накопление ТМ выше, чем в других органах и тканях, и это оказалось справедливо практически для всех исследованных элементов независимо от сезона года. Исключение составил Sr, который также имел высокие показатели в костях в оба сезона, и Ni – с максимумом в мышцах.

Волосной покров наземных млекопитающих играет значительную роль в накоплении и последующем ежегодном выведении ТМ вместе со старыми волосами во время линьки (Pastukhov et al., 2011). Интересно, что пигменты меланина, которые присутствуют в дермисах кожи, связывают ионы металлов, тем самым потенциально секвестрируя их в инертных частях тела, таких как шерсть и перья, и способствуя детоксикации организма. Таким образом, более темная окраска может давать селективное преимущество животным, живущим в загрязненных районах (Chatelain et al., 2014).

Ранее было показано, что Pb и Cd, накапливающиеся в шерсти, демонстрируют положительную линейную зависимость от концентрации этих металлов в почве (McLean et al., 2009). А исследование J. Beernaert с соавторами (2007) продемонстрировало, что концентрация ТМ в волосах целого ряда видов мелких млекопитающих в значительной степени зависела от концентраций металлов в окружающей среде и минимально – от веса и размера самих животных. Обнаруженные нами наиболее высокие концентрации большинства ТМ в шерсти полевых мышей, независимо от сезона года, могут также поддерживать предположение Х. М. Маклин с соавторами (McLean et al., 2009) и Н. Я. Поддубной с соавторами (Poddubnaya et al., 2022) об использовании шерсти в качестве неинвазивного метода для общей оценки накопления ТМ у диких животных на охраняемых территориях и в городских парках. Однако, если планируется точный мониторинг, то особенности сезонного накопления ТМ также следует учитывать.

Как показали наши исследования, наиболее высокие концентрации большинства ТМ (особенно в шерсти) оказались у полевых мышей, обитающих в Филевском парке. Причем обнаруженная закономерность не зависела от сезона года. Следующим по загрязненности в весенний период оказался Нескучный сад, но если рассматривать показатели и весны и осени вместе, то по ряду ТМ, аккумулярованных в шерсти полевых мышей, его «опередил» Терлецкий парк. Наиболее чистым из всех исследованных оказался Останкинский парк.

По большинству ТМ в разных органах и тканях полевых мышей (особенно по Pb) накопление было несколько выше весной, чем осенью. Полученные результаты совпали с результатами, обнаруженными для рыжих полевок, исследованных в пяти зонах мониторинга трех биогеографических регионов Швеции (Ecke et al.,

2020). Аналогичные данные также были получены и по содержанию ртути в шерсти и органах обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus* Linnaeus, 1758) в г. Череповце (Ageeva et al., 2024). В последнем исследовании сравнивали животных, отловленных зимой и летом.

Считается, что сезонные различия в содержании ТМ могут быть связаны с доступностью источников пищи, изменениями в рационе и особенностями протекания физиологических процессов в организме животных в разные сезоны года. В частности, полевые мыши в осенне-зимний период включают в свой рацион больше животных кормов, которые содержат более высокие концентрации ТМ, например, ртути (Komov et al., 2017). Кроме того, снег как концентрированная форма осадков может обеспечивать повышенное содержание ТМ в организме животных в весенний период (Martinková et al., 2019).

Полученные в данной работе результаты в перспективе могут быть использованы для создания тест-систем, позволяющих проводить комплексную оценку экологического состояния городских экосистем с учетом сезонной и пространственной динамики циркуляции ТМ в окружающей среде и в организмах свободноживущих видов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

Ageeva E. A., Poddubnaya N. Ya., Schukina M. O. Seasonal changes in the total mercury in small mammals in forest ecosystems near Cherepovets town, Vologda region. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2024, no. 3, pp. 257–267 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-3-257-267>

Ahmad K., Ashfaq A., Khan Z. I., Bashir H., Sohail M., Mehmood N., Dogan Y. Metal accumulation in *Raphanus sativus* and *Brassica rapa*: An assessment of potential health risk for inhabitants in Punjab, Pakistan. *Environmental Science and Pollution Research*, 2018, vol. 25, iss. 8, pp. 16676–16685. <https://doi.org/10.1007/s11356-018-1868-7>

Al Sayegh Petkovšek S., Kopušar N., Kryštufek B. Small mammals as biomonitors of metal pollution: A case study in Slovenia. *Environmental Monitoring and Assessment*, 2014, vol. 186, iss. 7, pp. 4261–4274. <https://doi.org/10.1007/s10661-014-3696-7>

Baslar S., Kula I., Dogan Y., Yildiz D., Ay G. A study of trace element contents in plants growing at Honaz Dagi-Denizli, Turkey. *Ekoloji*, 2009, vol. 18, iss. 72, pp. 1–7. <https://doi.org/10.5053/ekoloji.2009.721>

Beernaert J., Scheirs J., Leirs H., Blust R., Verhagen R. Non-destructive pollution exposure assessment by means of wood mice hair. *Environmental Pollution*, 2007, vol. 145, iss. 2, pp. 443–451. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2006.04.025>

Belenkova V. V., Karmanova T. N., Meshcherskiy S. I., Surov A. V., Katsman E. A., Feoktistova N. Yu. Bioaccumulation of heavy metals and arsenic in the tissues of striped field mouse (*Apodemus agrarius*) (Muridae, Rodentia) inhabits Moscow parks. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2025, no. 2, pp. 127–140 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2025-2-127-140>

Chatelain M., Gasparini J., Jacquin L., Frantz A. The adaptive function of melanin-based plumage coloration to trace metals. *Biology Letters*, 2014, vol. 10, iss. 3, article no. 20140164 <https://dx.doi.org/10.1098/rsbl.2014.0164>

Clemens S., Ma J. F. Toxic heavy metal and metalloid accumulation in crop plants and foods. *Annual Review of Plant Biology*, 2016, vol. 67, pp. 489–512. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-043015-112301>

Cui Y., Fan C., Zhou X., Yu P. Impact of urbanization on heavy metals in outdoor air and risk assessment: A case study in severe cold regions. *Sustainable Cities and Society*, 2024, vol. 114, article no. 105713. <https://doi.org/10.1016/j.scs.2024.105713>

Ecke F., Benskin J. P., Berglund Å. M. M., de Wit C. A., Engström E., Plassmann M. M., Rodushkin I., Sörlin D., Hörnfeldt B. Spatio-temporal variation of metals and organic contaminants in bank voles (*Myodes glareolus*). *Science of The Total Environment*, 2020, vol. 713, article no. 136353. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.136353>

Flickinger E. L., Nichols J. D. Small mammal populations at hazardous waste disposal sites near Houston, Texas, USA. *Environmental Pollution*, 1990, vol. 65, iss. 2, pp. 169–180. [https://doi.org/10.1016/0269-7491\(90\)90002-6](https://doi.org/10.1016/0269-7491(90)90002-6)

Frossard J., Renaud O. *Permuc: Permutation Tests for Regression, (Repeated Measures) ANOVA/ANCOVA and Comparison of Signals. R Package Version 1.1.0*. 2019. <https://doi.org/10.32614/CRAN.package.permuco>

Komarnicki G. J. K. Tissue, sex and age specific accumulation of heavy metals (Zn, Cu, Pb, Cd) by populations of the mole (*Talpa europaea* L.) in a central urban area. *Chemosphere*, 2000, vol. 41, iss. 10, pp. 1593–1602. [https://doi.org/10.1016/s0045-6535\(00\)00018-7](https://doi.org/10.1016/s0045-6535(00)00018-7)

Komov V. T., Ivanova E. S., Poddubnaya N. Y., Gremyachikh V. A., Mercury in soil, earthworms and organs of voles *Myodes glareolus* and shrew *Sorex araneus* in the vicinity of an industrial complex in Northwest Russia (Cherepovets). *Environmental Monitoring and Assessment*, 2017, vol. 189, iss. 3, article no. 104. <https://doi.org/10.1007/s10661-017-5799-4>

Levengood J. M., Heske E. J. Heavy metal exposure, reproductive activity, and demographic patterns in white-footed mice (*Peromyscus leucopus*) inhabiting a contaminated floodplain wetland. *Science of the Total Environment*, 2008, vol. 389, iss. 2–3, pp. 320–328. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2007.08.050>

Martinkova B., Janiga M., Poganyova A. Mercury contamination of the snow voles (*Chionomys nivalis*) in the West Carpathians. *Environmental Science and Pollution Research*, 2019, vol. 26, iss. 35, pp. 35988–35995. <https://doi.org/10.1007/s11356-019-06714-6>

McLean H. M., Koller C. E., Rodger J. C., MacFarlane G. R. Mammalian hair as an accumulative bioindicator of metal bioavailability in Australian terrestrial environments. *Science of The Total Environment*, 2009, vol. 407, iss. 11, pp. 3588–3596. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2009.01.038>

Nasrabadi T., Nabi Bidhendi G. R., Karbassi A. R., Mehrdadi N. Evaluating the efficiency of sediment metal pollution indices in interpreting the pollution of Haraz River sediments, southern Caspian Sea basin. *Environmental Monitoring and Assessment*, 2010, vol. 171, iss. 1–4, pp. 395–410. <https://doi.org/10.1007/s10661-009-1286-x>

Oksanen J., Blanchet F. G., Friendly M., Kindt R., Legendre P., McGlinn D., Minchin P. R., O'hara R. B., Simpson G. L., Solymos P., Stevens M. H., Szoecs E., Wagner H. *Vegan: Community Ecology Package. R Package Version 2.5–6*. 2012. Available at: <https://CRAN.Rproject.org/package=vegan> (accessed August 10, 2024).

Pastukhov M. V., Epov V. N., Ciesielski T., Alieva V. I., Grebenshchikova V. I. Distribution and bioaccumulation of mercury in Baikal seal. *The Bulletin of Irkutsk State University. Ser. Biology. Ecology*, 2011, vol. 4, no. 1, pp. 56–66 (in Russian).

Poddubnaya N. Ya., Salkina G. P., Nikandrova V. A., Smirnova A. A. The role of feral felines in mercury transport in the ecosystem of the eastern Sikhote-Alin macroslope. In: *Sustainable Development of Specially Protected Natural Areas: Collection of articles of the IX All-Russian (National) scientific and practical conference*. Sochi, Donskoi izdatel'skii tsentr, 2022, vol. 9, pp. 334–340 (in Russian).

R Core Team. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. 2023. Available at: <https://www.R-project.org/> (accessed May 25, 2024).

Roumak V. S., Popov V. S., Shelepchikov A. A., Osipova O. V., Umnova N. V. Seasonal peculiarities of PCDD/Fs levels in bank voles inhabiting sites in the vicinity of the landfill with municipal wastes (Moscow, Russia). *Environmental Science and Pollution Research*, 2022, vol. 29, iss. 35, pp. 52796–52805. <https://doi.org/10.1007/s11356-022-19602-3>

Talmage S. S., Walton B. T. Small mammals as monitors of environmental contaminants. *Reviews of Environmental Contamination and Toxicology*, 1991, vol. 120, pp. 47–145. https://doi.org/10.1007/978-1-4612-3105-7_2

Tikhonova G. N., Tikhonov I. A., Kotenkova E. V., Munteanu A. I., Uspenskaya I. G., Konovalov Yu. N., Burlaku V. I., Kiku V. F., Georgitsa S. D., Karaman N. K., Nisteanu V. B., Mal'tsev A. N. Comparative analysis of small mammal communities in Chisinau and Yaroslavl, two European cities located in different biomes. *Russian Journal of Ecology*, 2012, vol. 43, iss. 3, pp. 236–242. <https://doi.org/10.1134/S1067413612030162>

Wren C. D. A review of metal accumulation and toxicity in wild mammals: I. Mercury. *Environmental Research*, 1986, vol. 40, iss. 1, pp. 210–244. [https://doi.org/10.1016/s0013-9351\(86\)80098-6](https://doi.org/10.1016/s0013-9351(86)80098-6)

Zarrintab M., Mirzaei R. Evaluation of some factors influencing on variability in bioaccumulation of heavy metals in rodents species: *Rombomys opimus* and *Rattus norvegicus* from central Iran. *Chemosphere*, 2017, vol. 169, pp. 194–203. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2016.11.056>

Zaynab M., Wang Z., Hussain A., Bahadar K., Sajid M., Sharif Y., Azam M., Sughra K., Raza M. A., Khan K. A., Li S. ATP-binding cassette transporters expression profiling revealed its role in the development and regulating stress response in *Solanum tuberosum*. *Molecular Biology Reports*, 2022, vol. 49, iss. 6, pp. 5251–5264. <https://doi.org/10.1007/s11033-021-06697-z>

Zhang S., Han G., Gao X. Urbanization impacts on potentially toxic metals: Distribution, sources, and risks in a river in a megacity, China. *Sustainable Cities and Society*, 2023, vol. 97, article no. 104784. <https://doi.org/10.1016/j.scs.2023.104784>

Seasonal features of the accumulation of heavy metals and arsenic in the tissues of striped field mice (*Apodemus agrarius* Pallas, 1771) (Muridae, Rodentia) in Moscow parks

V. V. Belenkova¹, T. N. Karmanova¹, D. G. Seleznev²,
A. V. Surov¹, N. Yu. Feoktistova^{1✉}

¹ A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences
33 Leninsky Pros., Moscow 119071, Russia

² Papanin Institute for Biology of Inland Waters of the Russian Academy of Sciences
Borok, Nekouzsky district, Yaroslavl oblast 152742, Russia

Received: April 19, 2025 / revised: May 17, 2025 / accepted: May 20, 2025 / published: December 17, 2025

Abstract: In our previous study (Belenkova et al., 2025), we investigated the accumulation of heavy metals in the organs and tissues of striped field mice in the spring. The obtained data on the seasonal patterns of bioaccumulation were contradictory. We repeated our study using samples of striped field mice captured in the fall and compared the obtained data with the spring ones. It was shown that, overall, heavy metal (especially Pb) concentrations in the spring exceeded their fall levels. However, the patterns of heavy metal accumulation in the tissues of animals in specific parks remained the same, namely: the Filevsky Park remained the most polluted, while the Ostankinsky park remained the cleanest. These results could potentially be used to develop test systems for comprehensive assessments of the ecological state of urban ecosystems, taking into account the seasonal and spatial dynamics of heavy metal circulation in the environment and in free-living species.

Keywords: urban community, heavy metals, arsenic, seasonal differences, ecological state

Funding: This work was financially supported by the Russian Science Foundation (project No. 24-24-20023).

Ethics approval and consent to participate: Animal protocols were approved by the Bioethics Commission of the A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences (protocol No. 22b dated March 4, 2024).

Competing interests: The authors have declared that no competing interests exist.

For citation: Belenkova V. V., Karmanova T. N., Seleznev D. G., Surov A. V., Feoktistova N. Yu. Seasonal features of the accumulation of heavy metals and arsenic in the tissues of striped field mice (*Apodemus agrarius* Pallas, 1771) (Muridae, Rodentia) in Moscow parks. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2025, no. 4, pp. 381–391 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2025-4-381-391>

✉ **Corresponding author:** Laboratory of Comparative Ethology and Biocommunication, A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences, Russia.

ORCID and e-mail addresses: Valeriya V. Belenkova: <https://orcid.org/0009-0008-5634-0115>, vbelenkova@yandex.ru; Tatyana N. Karmanova: <https://orcid.org/0000-0001-9287-5928>, karmanovs94@mail.ru; Dmitriy G. Seleznev: <https://orcid.org/0000-0003-2782-1696>, dmitriy@seleznev.name; Alexey V. Surov: <https://orcid.org/0000-0003-2030-8910>, surov@sevin.ru; Natalia Yu. Feoktistova: <https://orcid.org/0000-0003-4010-2880>; feoktistovanyu@gmail.com.

Обзорная статья

УДК 598.265.1(470.6)

<https://doi.org/10.35885/1684-7318-2025-4-392-411>

МАЛАЯ ГОРЛИЦА (*STREPTOPELIA SENEGALENSIS*) (COLUMBIDAE, AVES) НА ЮГЕ РОССИИ

В. П. Белик^{1✉}, Н. И. Насрулаев²

¹ Южный федеральный университет

Россия, 344006, г. Ростов-на-Дону, ул. Большая Садовая, д. 105

² Прикаспийский институт биологических ресурсов

Дагестанского федерального исследовательского центра РАН

Россия, 367000, г. Махачкала, ул. М. Гаджиева, д. 45

Поступила в редакцию 16.12.2024 г., после доработки 19.05.2025 г., принята 20.05.2025 г., опубликована 17.12.2025 г.

Аннотация. До середины XX в. малая горлица (*Streptopelia senegalensis*) была распространена лишь в Африке, Передней Азии и Индостане, откуда сравнительно недавно проникла в Среднюю Азию. Во второй половине XX в. эта горлица начала заселять Закавказье и появилась на гнездовые также на Северном Кавказе, но этот участок ареала до сих пор не отражён на обзорных картах распространения вида. Биология малой горлицы детально изучена в Средней Азии, а на территории России сведения о её экологии до последнего времени практически отсутствовали. В Дагестане на низменностях вдоль берега Каспийского моря в XXI в. сформировался относительно стабильный участок ареала малой горлицы, которая сейчас обычна в городах, гнездясь в основном на постройках человека, но к северу от Махачкалы она пока практически не проникает. В Предкавказье известны лишь небольшие изолированные очаги, где предполагается эпизодическое гнездование отдельных пар и изредка встречаются залётные особи, проникающие на север до Элисты и Астрахани. Однако в связи с современным потеплением климата этот оседлый вид может вскоре продолжить расселение по югу России, осваивая прежде всего урбанизированные территории Предкавказья. Поэтому здесь в городах необходимо активизировать мониторинг южнорусских популяций малой горлицы, акцентируя внимание на изучении экологических взаимоотношений этого вида с конкурентами и хищниками, а также на выяснении роли абиотических факторов в динамике его численности.

Ключевые слова: малая горлица, расселение, численность, экология, Северный Кавказ

Соблюдение этических норм. Исследования проводили без использования животных и без привлечения людей в качестве испытуемых.

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Для цитирования. Белик В. П., Насрулаев Н. И. Малая горлица (*Streptopelia senegalensis*) (Columbidae, Aves) на юге России // Поволжский экологический журнал. 2025. № 4. С. 392 – 411. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2025-4-392-411>

✉ Для корреспонденции. Кафедра зоологии Южного федерального университета.

ORCID и e-mail адреса: Белик Виктор Павлович: <https://orcid.org/0000-0003-2316-5353>, vpbelik@mail.ru; Насрулаев Насрула Ибрагимович: <https://orcid.org/0000-0003-2063-8418>, nasrulaev@mail.ru.

ВВЕДЕНИЕ

Малая, или египетская, горлица (*Streptopelia senegalensis*) является типичным тропическим видом африканского генезиса, населяющим большую часть Африки. Позже через Аравийский полуостров эти птицы расселились оттуда в Южную Азию (рис. 1). На юге и юго-востоке Азии обитает близкий парапатрический вид *Streptopelia chinensis*, который вместе с малой горлицей иногда выделяют в отдельный самостоятельный род *Spilopelia* (del Hoyo et al., 1997).

Границы ареала малой горлицы в Палеарктике весьма подвижны. Сравнительно недавно она проникла из Передней в Среднюю Азию, а сейчас интенсивно расселяется по Казахстану на север (Zarudny, 1896; Meklenburtsev, 1951; Rustamov, 1993 и др.). Во второй половине XX в. эти птицы начали заселять также Закавказье и появились на гнездовые в Предкавказье (Belik, 2021), но этот участок ареала до сих пор не отражён на последних обзорных картах распространения вида (рис. 2).

Малая горлица включает, по разным оценкам, от 5 до 10 подвидов (Meklenburtsev, 1951; Rustamov, 1993; Dickinson, Remsen, 2013), из которых только одна форма *St. s. ermanni* проникает в Северную Евразию, в том числе совсем недавно найдена на юге России (Stepanyan, 2003; Koblik et al., 2006). Биология этого подвида достаточно детально изучена в Средней Азии (Meklenburtsev, 1951, 1990; Dolgushin, 1962; Abdusalyamov, 1971; Kotov, 1976; Rustamov, 1993 и др.). Однако для территории России сведения по экологии малой горлицы до последнего времени практически отсутствовали. В России отмечались преимущественно случайные встречи с этими птицами, и лишь в последнее время в Дагестане удалось получить первые материалы по их гнездованию (Nasrulaev, 2022, 2023). Поэтому основной целью нашей работы стал анализ и обобщение всех собранных ранее данных по распространению, динамике численности и размножению малой горлицы на юге России.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалы по распространению, численности и гнездованию малой горлицы собраны в 2018 – 2024 гг. в Махачкале, Дербенте, Каспийске, Буйнакске, Хасавюрте и Кизляре. Для выяснения её численности и биотопического размещения прово-



Рис. 1. Ареал малой горлицы в середине XX в.: *a* – границы гнездового ареала; *b* – не вполне выясненная граница; *c* – изолированные находения (по: Meklenburtsev, 1951)

Fig. 1. Range of the Palm Dove in the middle of the 20th century: *a* – boundaries of the breeding range; *b* – not fully clarified boundary; *c* – isolated locations (from: Meklenburtsev, 1951)

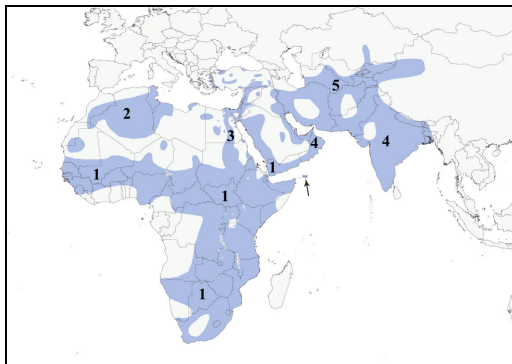


Рис. 2. Ареал малой горлицы и распространение подвидов в конце XX в.: 1 – *senegalensis*; 2 – *phoenicophila*; 3 – *aegyptiaca*; 4 – *cambayensis*; 5 – *ermannii* (по: del Hoyo et al., 1997; Dickinson, Remsen, 2013)

Fig. 2. Range of the Palm Dove and the distribution of subspecies at the end of the 20th century: 1 – *senegalensis*; 2 – *phoenicophila*; 3 – *aegyptiaca*; 4 – *cambayensis*; 5 – *ermannii* (after: del Hoyo et al., 1997; Dickinson, Remsen, 2013)

яйца до вылета птенцов из гнезда. Эффективность размножения определяли как процентное отношение количества вылетевших из гнезда птенцов к общему числу отложенных яиц. Большую помощь в сборе материалов оказали голубеводы-любители г. Махачкалы, наблюдавшие возле своих голубятен как минимум по одной паре малых горлиц.

Распространение малой горлицы в России прослежено по доступным опубликованным материалам, а также на основе собственных наблюдений во всех городах

дили картирование гнездовых участков и маршрутные учёты птиц. Общая протяжённость учётных маршрутов в городах составила 35 км в 2022 г. и 103 км в 2023 г. (табл. 1). Численность птиц определяли в весенне-летний и осенне-зимний периоды. К весенне-летнему периоду отнесены учёты в апреле – октябре, когда все малые горлицы держатся в городах. Осенне-зимний период охватывал ноябрь–март, когда в Махачкале после осенних кочёвок и миграции оставались только зимующие птицы.

Гнездовую экологию изучали по общепринятым методикам (Novikov, 1953). За начало гнездования условно принята дата откладки первого яйца. Продолжительность одного цикла размножения рассчитана от появления первого

Таблица 1. Результаты маршрутных учётов птиц в городах Дагестана в 2023 г.

Table 1. Results of route bird counts in the cities and towns of Dagestan in 2023

| Город / City | Дата / Date | Маршрут, км / Route, km | Время / Time | Число особей / Number of specimens | | | | |
|-------------------------|-------------|-------------------------|--------------|------------------------------------|------------------------------|----------------------|------------------|----------------------------|
| | | | | <i>Streptopelia senegalensis</i> | <i>Streptopelia decaocto</i> | <i>Corvus cornix</i> | <i>Pica pica</i> | <i>Garrulus glandarius</i> |
| Дербент / Derbent | 08.04.2023 | 15 | 9:30 – 16:00 | 50 | 33 | 21 | 5 | 0 |
| Каспийск / Kaspiysk | 03.06.2023 | 13 | 9:10 – 14:10 | 4 | 14 | 16 | 0 | 0 |
| Махачкала / Makhachkala | 10.06.2023 | 16 | 7:10 – 12:45 | 24 | 4 | 14 | 0 | 0 |
| | 24.06.2023 | 16 | 6:30 – 12:00 | 28 | 4 | 11 | 0 | 1 |
| Буйнакск / Buinaksk | 13.05.2023 | 14 | 9:00 – 14:00 | 1 | 4 | 8 | 2 | 1 |
| Хасавюрт / Khasavyurt | 22.04.2023 | 15 | 8:30 – 13:30 | 0 | 10 | 17 | 4 | 0 |
| Кизляр / Kizlyar | 30.04.2023 | 14 | 9:15 – 14:30 | 0 | 16 | 3 | 5 | 2 |

Дагестана (Махачкала, Дербент, Кизляр, Буйнакск, Хасавюрт, Каспийск и др.) и в ближайших к Махачкале селениях. Протяжённость отдельных маршрутных учётов в городах и площадь городских полигонов, где проводились эти учёты, рассчитывалась в программе Google Earth Pro.

Распространение малой горлицы на юге России

В Северной Евразии малая горлица первоначально была распространена на Ближнем Востоке и в Передней Азии, откуда заходила также в Среднюю Азию (Bogdanov, 1882; Menzbir, 1895; Zarudny, 1896; Meklenburtsev, 1951). Во второй половине XX в. эти птицы начали быстро увеличивать численность и расселяться по Казахстану на север (Gavrilov et al., 1982; Rustamov, 1993), а в конце прошлого века поникли уже в равнинные районы Алтайского края (Petrov et al., 1990; Irisova et al., 1998; Berezovikov, 2014).

В 1970-е гг. малая горлица из Передней Азии дружно вселилась также на территорию Закавказья (Adamian, 1981; Abuladze, 1986; Mauersberger, Möckel, 1987; Stepanyan, 1990, 2003; Rustamov, 1993). Сначала она появилась в Азербайджане, а затем благодаря товарным поездам, возившим зерно в Армению, достигла Еревана, где горлиц наблюдали, по словам В. Ю. Ананяна (личн. сообщ.), вылетавшими из прибывавших на станцию вагонов (Belik, 2020). В конце 1970-х гг. эта горлица из Азербайджана проникла в Дагестан, где вскоре заселила всё каспийское побережье от р. Самур на юге до Махачкалы на севере (Butiev et al., 1989; Rustamov, 1993; Khohlov et al., 1998; Dzhamirzoev, Bukreev, 2020; Belik, 2021; Nasrulaev, 2022).

Впервые в Дагестане пару малых горлиц, гнездившихся на чёрном тополе, встретили весной 1978 г. в центре Махачкалы. В конце XX в. там размножалось не менее 15 пар, а летом 2021 г. общая численность этих горлиц в Махачкале составляла уже не менее 300 особей (Khohlov et al., 1998; Nasrulaev, 2022). На юге Дагестана в с. Бут-Казмаляр Магарамкентского района одиночная горлица встречена 18.10.1985 г., а в г. Дербент пару птиц впервые наблюдали 12.08.1988 г.; позже малых горлиц отметили также в г. Избербаш (Butiev et al., 1989; Khohlov et al., 1998). Нами эти горлицы были зарегистрированы в мае 2002 г. в с. Новокаякент к югу от Избербаша, а в 2023 г. – в г. Каспийск в 10 – 15 км юго-восточнее Махачкалы и в г. Буйнакск в 35 км к юго-западу от Махачкалы. К северу от Махачкалы одиночная малая горлица встречена лишь однажды 02.08.2011 г. на ст. Кумторкала (Dzhamirzoev et al., 2011). Ещё одна птица отмечена в январе 2018 г. в с. Уллубиевка возле Темиргойских озёр в дельте р. Сулак у подножия гор (Bukreev et al., 2018). Нами одиночная залётная птица встречена 23.07.2024 г. в с. Ботлих в аридной котловине в среднем течении р. Андийское Койсу (Belik, Nasrulaev, 2024a), а 21.10.2024 г. залётная или пролётная горлица была сфотографирована в с. Гимитль Чародинского района в самых верховьях р. Каракойсу на высоте около 2300 м н.у.м. (А. Гуссейнов, личн. сообщ.).

Примечательно, что малая горлица практически не расселяется за пределы г. Махачкала, особенно в северном направлении. Так, в посёлках Ленинкент, Загородный, Шамхал-Термен, на станциях Шамхал и Тюбе, расположенных близ Махачкалы, нам не удалось обнаружить ни одной пары малых горлиц. Не найдены

они также в городах Хасавюрт и Кизляр, где специальные учёты были проведены 22.04.2023 и 30.04.2023 г. на маршрутах в 15 и 14 км. Лишь одна малая горлица была отмечена на учёте 13.05.2023 в г. Буйнакск, расположенном в предгорьях на высоте 400 – 500 м н.у.м. (см. табл. 1). В то же время кольчатая горлица (*Streptopelia decaocto*), появившаяся в Махачкале в 1978 – 1979 гг. одновременно с малой горлицей (Belik, 2021), за прошедшие 40 – 45 лет успела заселить города и посёлки почти всего Дагестана, в том числе даже в среднегорных и высокогорных районах, встречаясь на гнездовье в сёлах вплоть до 1500 м н.у.м. (Atlas..., 2020; Belik, Nasrulaev, 2021, 2023, 2024b; наши данные).

Однако в 1999 г. малые горлицы были найдены в Моздокском районе на севере Осетии, где стали расселяться по сёлам вдоль среднего течения р. Терек (Комаров, 2007; Komarov et al., 2011), хотя в городах на Осетинской подгорной равнине (Владикавказ, Ардон, Дигора и Алагир) малых горлиц до сих пор нет (Ю. Е. Комаров, личн. сообщ.). В 1996 г. одиночная горлица встречена также в Краснодаре, где держалась вплоть до 1999 г., а в 2002 г. в центре Краснодара появилась ещё одна пара птиц, по-видимому успешно размножавшихся в том году (Dinkevich, Lastovetsky, 2004). Летом 2006 – 2007 гг. горлиц неоднократно наблюдали в разных селениях Предгорного района на юге Ставрополья (Shvedov, Parfenov, 2008), а в 2016 г. залётные птицы дважды встречены в Калмыкии: 11.06.2016 г. в Элисте и 08.10.2016 г. в Яшкульском районе в заповеднике «Чёрные земли» (Muzaev, 2016; Erdnenov, Aleksandrov, 2016). Имеются сведения о встречах этой горлицы в XX в. в Сочи и 05.10.2019 г. в Адлере (Rustamov, 1993; Skachkov, 2020), но её гнездование там пока не подтверждено. Одиночную птицу наблюдали также 26.04.2023 г. в г. Будённовск на востоке Ставропольского края (Shevtsov, 2024), а 16.06.2025 г. там в частном дворе появилась пара горлиц, которые подыскивали место для гнезда

(А. С. Шевцов, личн. сообщ.). Летом 2023 – 2024 гг. пара малых горлиц держалась на постоянном участке на окраине г. Астрахань (Zabolotnaja, 2025), а летом 2025 г. там же в Трусовском районе на правом берегу Волги горлиц регулярно наблюдали среди дач уже на трёх участках в 1 – 4 км друг от друга, где они появились весной в середине мая, а в середине ноября исчезли, возможно улетев на зимовку (М. В. Заболотная, личн. сообщ.) (рис. 3). Наконец, 11.06.2025 г. залётная малая горлица была встречена также далеко на севере – в Вожегодском районе Вологодской области (Laughing Dove..., 2025).



Рис. 3. Распространение малой горлицы на юге России: ● – места гнездования и летних встреч; ● – места встреч залётных и пролётных птиц

Fig. 3. Distribution of the Palm Dove in the southern Russia: ● – places of breeding and summer records; ● – places of records for vagrant birds

Следует заметить, что в конце 1970-х гг. размножавшихся малых горлиц обнаружили также в Москве (Cherenkov A., Cherenkov S., 1983), но это были, по всей видимости, интродуценты, легко приживающиеся в местах выпуска (Borodikhin, 1962; Rustamov, 1993). В 2013 – 2014 гг., по опросным данным, 5 птиц были вывезены из Дербента в Нальчик, однако их судьба осталась нам неизвестна. В последние же годы малых горлиц в Нальчике не встречали (Х. Х. Журтов, личн. сообщ.). Тем не менее в ближайшее время в связи с потеплением климата можно ожидать дальнейшее расселение малой горлицы в Предкавказье и по югу России. Она по-прежнему активно расширяет ареал на север также и в Казахстане, где в 1970-е гг. расселилась вниз по Иртышу до Семипалатинска и Павлодара, в 1987 г. найдена в Наурзумском заповеднике, в 2006 г. в Кустанае, а в 2011 г. в г. Актау на Мангышлаке (Bragin, Bragina, 2002; Moiseev, 2007; Berezovikov, Kondratenko, 2012; Berezovikov, 2014).

Численность малой горлицы в Дагестане

По наблюдениям в Средней Азии (Rustamov, 1993), в местах постоянного гнездования малая горлица обычна, иногда многочисленна, однако в некоторых районах она может быть малочисленна и даже редка. В городских районах с одноэтажной застройкой и приусадебными дворами численность птиц значительно выше, чем в многоэтажных кварталах, а в сельских районах она многократно превышает население птиц в городских посёлках. Численность горлиц заметно снижается в зимний период, а после морозных и многоснежных зим эти птицы могут почти полностью вымирать, но затем обычно быстро восстанавливают численность благодаря интенсивному размножению (Rustamov, 1993).

На юге России в заселённых районах малая горлица пока немногочисленна. В начале XXI в. её численность здесь, в основном в Дагестане, оценивали в 500 – 1500 пар с выраженной тенденцией к росту в связи с расширением ареала (Belik et al., 2003; Belik, 2005). Но позже популяция в Махачкале, по наблюдениям Н. И. Насрулаева, заметно сократилась из-за хищнического пресса каменных куниц (*Martes foina*) и серой вороны (*Corvus cornix*), вселившейся в город в последние десятилетия (Belik, 2021).

Сейчас горлицы довольно многочисленны в Дербенте на юге Дагестана и обычны в Махачкале, особенно в одноэтажных кварталах. Однако за пределами городов они встречаются редко, а в посёлках к северу от Махачкалы почти полностью отсутствуют. Быстрое увеличение численности горлиц вскоре после их появления на гнездовье было отмечено лишь в сёлах Моздокского района в Северной Осетии (Komarov et al., 2011). Но в других городах и сёлах Предкавказья малые горлицы появляются эпизодически и не формируют устойчивых популяционных группировок, вскоре исчезая по неизвестным причинам (Dinkevich, Lastovetsky, 2004; Shvedov, Parfenov, 2008).

В Махачкале, по результатам картирования гнездовых участков летом 2021 г., на площади около 18 км² были учтены 74 малые горлицы как минимум на 32 гнездовых участках (4 особ./км², или 1.8 пар/км²). Экстраполируя эти данные на всю территорию города, равную примерно 78 км², популяция горлиц была ориентировочно оценена тогда в 300 особей (рис. 4).

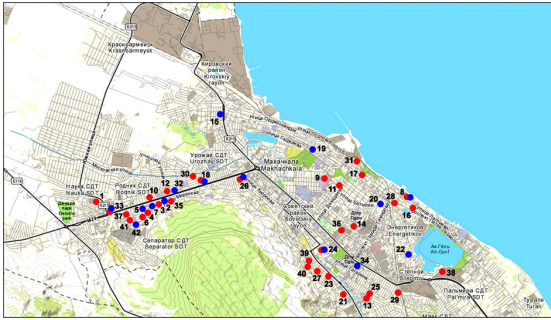


Рис. 4. Места встреч малых горлиц в Махачкале: ● – весна - лето, ● – осень - зима (по: Nasrulaev, 2022)

Fig. 4. Places of the Palm Doves records in Makhachkala city: ● – spring–summer, ● – autumn–winter (from: Nasrulaev, 2022)

По данным маршрутного учёта, проведённого в центральных районах Махачкалы 29.07.2022 г., на 10 км при трансекте около 75 м шириной, равной среднему поперечнику городских кварталов, было учтено 15 территориальных особей на 13 гнездовых участках, т.е. 20 особ./км², или 17 пар/км². Расхождения в результатах маршрутных учётов и картирования летних встреч можно объяснить, вероятно, значительным недоучётом гнездовых участков на большой площади выбранного в

городе полигона со сложной городской архитектурой.

Учёт 10.06.2023 г. на 16 км маршрута позволил выявить в Махачкале 24 малые горлицы как минимум на 12 гнездовых участках, а 24.06.2023 г. на том же маршруте учтено 28 птиц на 13 участках, причём не менее 6 участков при первом учёте были пропущены, т.е. полнота разового учёта малых горлиц составляет примерно 65%, как и у многих других дисперсно распространённых видов птиц (Palmgren, 1930; Danilov, 1956; Dobrokhotoy, 1961, 1962; Shchegolev, 1977; Morozov, 1989; Belik, 1985, 2000 и др.).

Обилие малых горлиц в Махачкале, по данным 2023 г., составляет 36 особей, или 19 пар на 1.2 км², т.е. 30 особ./км², или 16 пар/км², что практически совпало с результатами маршрутных учётов, проведённых в 2022 г. А общую численность малых горлиц в Махачкале можно оценить по этим данным в 1200 – 1300 пар.

В Дербенте были проведены 2 дневных учёта 17 и 24.06.2022 г. по улицам в северной и южной половинах города. Они прошли в 9:00' – 15:00' на 12 и 13 км маршрута при трансекте, как и в Махачкале, около 75 м шириной. В результате были учтены 124 малые горлицы, в том числе до 75 гнездовых участков, т.е. 66 особ./км², или 40 пар/км². Весной следующего года, 08.04.2023 г., там же в 9:30' – 16:00' на 15 км маршрута учтены 50 малых горлиц, в том числе 7 пар, 2 птицы, сидевшие на кладках, 1 слёт, 27 одиночных птиц и 2 группы по 3 птицы, т.е. 45 особ./км² (рис. 5). Всего было отмечено не менее 39 гнездовых участков, или 35 пар/км². Таким образом, можно полагать, что в Дербенте на городской площади, составляющей около 26 км², гнездится до 900 – 1000 пар малых горлиц.

Как видно, обилие малых горлиц в Дербенте на юге Дагестана более чем в 2 раза выше, чем в Махачкале у северной границы ареала. Но из-за трёхкратной разницы в размерах этих двух городов, общая численность птиц в Дербенте оказалась немного ниже, чем в Махачкале.

В осенне-зимний период 2020/21 г. в Махачкале на обследованном полигоне площадью около 18 км² малые горлицы были отмечены в 15 точках в количестве 39 особей, т.е. почти в два раза меньше, чем их было там летом (Nasrulaev, 2022).

Местообитания малых горлиц в Дагестане

Малые горлицы гнездятся почти исключительно в населённых пунктах, как в крупных городах, так и в сёлах. Свои гнёзда они устраивают как в кронах деревьев во дворах, в садах и скверах, так и в различных нишах и укрытиях на самых разных строениях человека, и от выбора места для гнезда нередко зависит успех размножения этих птиц.

Среди 42 встреч горлиц, отмеченных в 2019 – 2021 гг. в Махачкале, 17 мест (40%) находились в центре города, а 25 мест (60%) – на его периферии (Nasrulaev, 2022) (см. рис. 4). Аналогично малые горлицы были распространены и в Дербенте, где большая часть птиц держится на окраинах города в старых кварталах с одноэтажной частной застройкой (см. рис. 5).

Обнаруженные в Дагестане 45 гнёзд малых горлиц чаще всего располагались на карнизах сараев во дворах домов (10), рядом с кондиционерами на стенах домов (8), а также на деревьях абрикоса (5 гнёзд). Остальные гнёзда были построены за работающим телевизором (рис. 6), на раме небольшой картины на стене в летней кухне (рис. 7), на телеграфном столбе в переплетении проводов, рядом с окном первого этажа панельного дома, на карнизах под балконами, в навесах для винограда и площа и др. (табл. 2). В литературе имеются также указания о гнездовании малой горлицы в несвойственных для неё местах, в частности – в кабине автомашины, в книжном шкафу и даже в спальне, окно в которую было постоянно открыто (Kotov, 1976; Rustamov, 1993 и др.).

Высота расположения гнёзд над землёй у малой горлицы в Дагестане колеблется в пределах 1.2 – 10.0 м, составляя в среднем 3.7 м ($n = 45$). Гнёзда устраиваются обычно в закрытых, укромных местах, но от хищников они, как правило, не защищены. Гнездовые постройки горлиц довольно примитивные, состоят из различных сухих прутьев, тонкие и плоские, а их стенки и дно часто просвечивают.

Минимальное расстояние между жилыми гнёздами сосед-

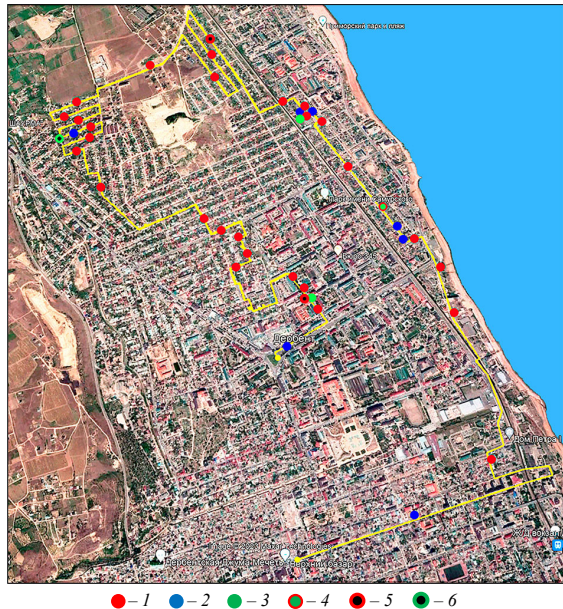


Рис. 5. Картирование встреч малых горлиц в Дербенте на учётном маршруте 08.04.2023 г.: 1 – одиночные птицы, 2 – пары, 3 – гнёзда с кладками, 4 – слётки, 5 – группы из 3 птиц, 6 – пустое гнездо

Fig. 5. Mapping of records of the Palm Dove in Derbent city on a counting route on 08.04.2023 г.: 1 – single birds, 2 – pairs, 3 – nests with clutches, 4 – fledgling, 5 – groups of 3 birds, 6 – empty nest



Рис. 6. Гнездо малой горлицы с птенцами за работающим телевизором в летней кухне

Fig. 6. A nest of the Palm Dove with chicks behind a working TV set in a summer kitchen

ции (табл. 3, уч. № 2) первое гнездо было сделано в водосточном жёлобе у входа в мастерскую, второе – на жёлобе у входа в другую мастерскую в 30 м от первой, а третье гнездо – в 10 см от второго гнезда.

В одном из дворов (табл. 3, уч. № 3) все три цикла размножения прошли в разных гнёздах, построенных в 2, 2 и 3 м друг от друга в навесе для плюща. В другом дворе (табл. 3, уч. № 4) две кладки были отложены в одно гнездо над входной дверью в дом, одна кладка – в гнездо за кондиционером, а третье гнездо, построенное горлицами на проводах у стены рядом с кондиционером, вскоре заняли сизые голуби (*Columba livia*).

Можно полагать, что малые горлицы, гнездясь на постоянных гнездовых участках, предпочитают строить для очередных циклов размножения новые гнёз-

них пар в 2020 г. составляло 17 – 38, в среднем 27 м ($n = 3$). В одном месте два гнезда были устроены в 27 м друг от друга – на абрикосе в огороде и в переплетении проводов на столбе.

Малые горлицы нередко используют свои гнёзда повторно в один репродуктивный сезон, а иногда – даже несколько лет подряд. Подобное гнездо мы наблюдали на раме картины в летней кухне, где горлицы размножались в течение около 6 лет (см. рис. 7). Одна из пар (табл. 3, уч. № 1) дважды размножалась в одном гнезде с левой стороны и дважды – в гнезде с правой стороны балкона. На складе металлопродук-



Рис. 7. Слётки и многолетнее гнездо малых горлиц за картиной на стене в летней кухне

Fig. 7. Fledglings and a perennial nest of the Palm Dove behind a portrait on the wall in a summer kitchen

МАЛАЯ ГОРЛИЦА (*STREPTOPELIA SENEGALENSIS*)

да, а повторное гнездование в старых постройках связано, по всей видимости, с недостатком подходящих укрытий. Смена же гнёзд может быть обусловлена, возможно, необходимостью избавляться от эктопаразитов, заселяющих старые постройки птиц.

Таблица 2. Расположение гнёзд малой горлицы в Махачкале и Дербенте в 2018 – 2023 гг.
Table 2. Location of the Palm Dove nests in Makhachkala and Derbent cities in 2018–2023

| Места расположения гнёзд / Nest locations | | Всего гнёзд / Total nests | Высота над землёй, м / Height above ground, m | |
|---|----------------------|---------------------------|---|-------------------|
| | | | пределы / limits | среднее / average |
| Абрикос / Apricot (<i>Armeniaca vulgaris</i>) | | 5 | 3.3 – 5.2 | 4.32±0.82 |
| Шелковица / Mulberry (<i>Morus alba</i>) | | 1 | 2.5 | 2.5 |
| Навес для винограда / Canopy for grape (<i>Vitis vinifera</i>) | | 1 | 4.6 | 4.6 |
| Навес для плюща / Canopy for ivy (<i>Hedera hibernica</i>) | | 3 | 3.3 | 3.3 |
| На столбе в сплетении проводов / On a pole in a tangle of wires | | 1 | 5.2 | 5.2 |
| Сараи частных домов / Private house sheds | | 10 | 2.5 – 4.8 | 3.75±0.82 |
| Жестяные мастерские / Tin workshops | | 3 | 2.5 | 2.5 |
| Торговая будка / Trading booth | | 1 | 2.5 | 2.5 |
| Карниз под балконом 2-этажного дома / Cornice under the balcony of a 2-storey house | | 2 | 3.1 | 3.1 |
| Балконы многоэтажных домов | 2-й этаж / 2nd floor | 3 | 4.5 – 4.6 | 4.53±0.06 |
| Balconies of multi-story buildings | 4-й этаж / 4th floor | 1 | 10.0 | 10.0 |
| Летние кухни / Summer kitchens | | | | |
| За картиной на стене / Behind the painting on the wall | | 1 | 2.5 | 2.5 |
| За работающим телевизором / Behind the working TV | | 1 | 1.2 | 1.2 |
| У стены на деревянной подставке / At the wall on a wooden stand | | 1 | 2.6 | 2.6 |
| На газовом счётчике / On the gas meter | | 2 | 2.3 – 2.4 | 2.35 |
| На горизонтальной трубе / On the horizontal pipe | | 1 | 3.1 | 3.1 |
| Над кондиционером / Above the air conditioner | | 2 | 3.2 – 3.7 | 3.45 |
| За кондиционером / Behind the air conditioner | | 6 | 2.1 – 7.1 | 3.85±2.23 |
| Итого / Total: | | 45 | 1.2 – 10.0 | 3.67±1.52 |

Размножение малых горлиц

Период размножения горлиц начинается весной с токования птиц. Наиболее часто и интенсивно они токут в апреле – мае. Самые ранние встречи токующих птиц отмечены 26.01.2024 г. и 31.03.2022 г., а последнее наблюдение отмечено 25.08.2022 г. Ранней весной интенсивно токут, по-видимому, молодые самцы, которые спариваются первый раз, а также старые самцы, которые потеряли партнёра в зимний период. Весеннее токование более продолжительное, чем летнее. Так, 28.04.2022 г. самец токовал в окружении трёх самок с 10 ч 15 мин в течение 3 ч с паузами по 12 – 15 мин, при этом непрерывное токование длилось до 45 мин. Позже 01.05.2022 г. самец токовал с 9 ч 35 мин в течение 2 ч с паузами по 5 – 8 мин.

Момент спаривания нам удалось наблюдать три раза. Как обычно в этот период самец долго воркует вокруг самки, полураспустив хвост, затем возбуждённая самка приседает и приглашает самца к копуляции. После спаривания самец на 2 мин замирал на месте, а через 20 мин опять продолжалось его воркование и вза-

имные ухаживания партнёров друг за другом, состоявшие в перебирании перьев вокруг шеи, головы, глаз, клюва.

Таблица 3. Циклы и сроки размножения малых горлиц в Махачкале в 2020 – 2022 гг.

Table 3. Breeding cycles and dates of Palm Doves in Makhachkala city in 2020–2022

| Гнездовые участки / Nesting areas | Год / Year | Количество гнезд / Number of nests | Число циклов / Number of cycles | Начало кладки / Start of laying | Дата вылета птенцов / Date of chicks flying | Длительность цикла, дни $\pm SD$ / Duration of cycle, days $\pm SD$ | Интервал между циклами, дни $\pm SD$ / Interval between cycles, days $\pm SD$ |
|--|---------------|---|--|--|--|--|--|
| 1 | 2022 | 1 | 2 | 08.04 | 05.05 | 28 | – |
| | | | | 04.06 | 05.07 | 32 | 29 |
| | | 1 | 2 | 10.08 | 09.09 | 31 | 35 |
| | | | | 15.09 | 11.10 | 27 | 5 |
| 2 | 2022 | 1 | 1 | 25.04 | 24.05 | 30 | – |
| | | 1 | 1 | 07.06 | 04.07 | 28 | 13 |
| | | 1 | 1 | 11.07 | 10.08 | 31 | 6 |
| 3 | 2022 | 1 | 1 | 21.04 | 20.05 | 30 | – |
| | | 1 | 1 | 16.06 | 14.07 | 29 | 26 |
| | | 1 | 1 | 07.08 | 03.09 | 28 | 23 |
| 4 | 2022 | 1 | 2 | 12.04 | Кладка разбилась / Clutch is broke | | |
| | | | | 03.05 | 30.05 | 28 | – |
| | | 1 | 2 | 15.07 | 12.08 | 29 | 45 |
| | | | | 26.08 | 24.09 | 30 | 13 |
| | | 1 | – | Гнездо заняли сизые голуби / Nest was occupied by Rock doves | | | |
| 5 | 2022 | 1 | 1 | 14.05 | 13.06 | 31 | – |
| 6 | 2022 | 1 | 1 | 06.04 | 03.05 | 28 | – |
| 7 | 2022 | 1 | 1 | 20.04 | 19.05 | 30 | – |
| 8 | 2022 | 1 | 1 | 17.05 | Гнездо разорено / The nest is destroyed | | |
| 9 | 2021 | 1 | 1 | 21.07 | 17.08 | 28 | – |
| 10 | 2020 | 1 | 1 | 03.05 | 03.06 | 32 | – |
| 11 | 2020 | 1 | 1 | 06.06 | 04.07 | 29 | – |
| 12 | 2020 | 1 | 2 | 22.06 | 23.07 | 32 | – |
| | | | | 29.07 | 27.08 | 30 | 5 |
| В среднем / Average | | | | | | 29.6 \pm 1.5 | 20.0 \pm 13.8 |

Гнездовой период малых горлиц в Махачкале довольно сильно растянут. Начало первого гнездования было отмечено 06.04.2022, 08.04.2022 и 15.03.2023 г., а начало последнего – 15.09.2022 г. Из табл. 3 видно, что на гнездовом участке № 1 было 4 цикла размножения, на участках № 2, 3 и 4 – по три цикла, на участке № 12 – два цикла, а в остальных гнёздах (№ 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11) – по одному циклу. Наблюдения показали, что многократное размножение характерно для тех пар, которые селятся в безопасных, полузакрытых дворах или на балконах, т.е. там, где не бродят домашние кошки, не летают серые вороны и где ведётся подкормка горлиц.

Так, 4 цикла размножения отмечены в гнёздах, расположенных по обе стороны балкона двухэтажного дома на участке № 1. На участке № 4 в чистом, ухоженном дворе наблюдали 3 полных цикла. При этом следует отметить, что если бы там не возникали помехи, то горлицы могли бы сделать и по 4 – 5 кладок. В частности, на участке № 1 в разгар гнездования горлиц умерла хозяйка дома, а на

участке № 4 с марта по конец июля во дворе проходили ремонтные работы. Этим, возможно, и объясняется растянутость гнездовых циклов.

На юге Дагестана, в частности в Дербенте, у некоторых малых горлиц бывает, вероятно, до 5 кладок. Так, 08.04.2023 г. там на учётном маршруте регистрировались в основном одиночные птицы (26 из 44 отмеченных особей), партнёры которых, очевидно, насиживали кладки (здесь наблюдали также 2 горлиц, сидевших на гнёздах), и однажды встречен покинувший гнездо слётков (рис. 8), т.е. эти птицы приступили к размножению уже в начале марта. А 17 и 24.06.2022 г. у двух пар в



Рис. 8. Ранний слётков малой горлицы на гнездовом участке. Дербент, 08.04.2023 г.

Fig. 8. An early fledgling of the Palm Dove on the nesting site. Derbent city, April 8, 2023

Дербенте наблюдали слётков, возможно, из третьего выводка. Севернее, в Махачкале, отмечали попытки очень позднего гнездования малых горлиц. Так, в конце октября 2018 г., по опросным данным, птицы отложили яйца в гнездо, сделанное на люстре в летней кухне, а 31.10.2024 г. найдено гнездо, расположенное под навесом на газовой трубе у стены дома, в котором были 13 – 14-дневные оперившиеся птенцы малой горлицы.

По 5 – 6 кладок в год бывает у части птиц в Средней Азии, а в Алма-Ате дважды наблюдали даже по 7 успешных кладок за сезон. В Ашхабаде отмечен также случай успешного гнездования малых горлиц зимой, в январе – феврале (Rustamov, 1955, 1993; Borodikhin, 1968; Khrokov, 2006).

Кладку малые горлицы насиживают около 14 – 15 дней (Rustamov, 1993), а продолжительность одного цикла их размножения, по нашим данным, равняется 27 – 32 дням, в среднем ($n = 21$) – 29.6 дней. Интервал между циклами составляет в среднем 20.0 дней ($n = 10$), но на гнездовых участках № 1, 2, 12 разрыв между последними циклами сокращался до 5 – 6 дней. А в Алма-Ате было отмечено частичное совмещение смежных фаз репродуктивного цикла (Gavrilov, 1983). Короткие периоды между репродуктивными циклами и даже их совмещение, когда пара птиц делает новую кладку до вылета птенцов предыдущего выводка, характерны и для других видов голубей, что повышает их ежегодную плодовитость, позволяющую быстрее восстанавливать численность после депрессий в холодные периоды года, а также из-за других негативных факторов (Belik, 1993; Ivanchev, 2003; Belik, Moskalenko, 2018).

Эффективность размножения малой горлицы в Махачкале определена нами при наблюдениях за 24 кладками (табл. 4). Выводимость птенцов составила 81.2%, а вылет слётков – 75.1%, т.е. на крыло поднимается в среднем 1.5 птенца на пару. Этот показатель для малой горлицы сравнительно высок, учитывая тем более, что многие пары успевают выкормить по 2 – 4 выводка за сезон. Однако общая численность горлиц в Махачкале относительно небольшая и не позволяет им быстро

расселяться по югу России. Обусловлено это, очевидно, повышенной гибелью птиц от различных естественных и антропогенных факторов.

Таблица 4. Эффективность размножения малой горлицы в Махачкале

Table 4. Breeding efficiency of the Palm Dove in Makhachkala city

| Число кладок / Number of clutches | Отложено яиц / Eggs laid | | Вывелось птенцов / Chicks hatched | | | Вылетело птенцов / Chicks fledged | | |
|---|-----------------------------|------------------------------------|--------------------------------------|--|--|--------------------------------------|--|--|
| | <i>n</i> | Средняя кладка / Average clutch | <i>n</i> | % к числу яиц / % to the eggs number | В среднем на гнездо / On average per nest | <i>n</i> | % к числу яиц / % to the eggs number | В среднем на гнездо / On average per nest |
| 24 | 48 | 2.0 | 39 | 81.2 | 1.6 | 36 | 75.1 | 1.5 |

Враги малых горлиц

Число потенциальных врагов у небольших, доверчивых малых горлиц в Дагестане, по-видимому, достаточно велико. К ним относятся, прежде всего, серые вороны и бродячие кошки. В городских парках и скверах эти два хищника затрудняют размножение не только малым и кольчатым горлицам, но и многим певчим птицам. Весной приходилось наблюдать, как серые вороны целенаправленно разыскивают и разоряют заметные гнёзда кольчатых горлиц на деревьях, ещё не одевших листву. Несомненно, что серые вороны аналогично ведут себя и по отношению к малой горлице. Ряд примеров хищничества домашних кошек на малой горлице приведён в нашей предыдущей публикации (Nasrulaev, 2022).

При опросах голубеводов в Махачкале, Каспийске и Дербенте почти все они жаловались также на хищничество каменной куницы. К примеру, у одного из голубеводов в Махачкале куница за ночь уничтожила однажды более 150 голубей, а у другого – 90 голубей. В феврале 2021 г. каменная куница убила всех голубей в голубятне одного из авторов статьи (Nasrulaev, 2022). В настоящее время эта куница является в городе, по-видимому, основным врагом как для домашних, так и для синантропных птиц. Её появление в Махачкале связано, вероятно, помимо спонтанного проникновения из окрестных лесов и гор, также с выпуском зверьков любителями животных в городские парки.

Потенциальными врагами для малых горлиц являются также сорока *Pica pica*, сойка *Garrulus glandarius*, тетеревиный *Accipiter gentilis* и перепелятник *Accipiter nisus*. Нам известны два случая захвата гнёзд малой горлицы сизыми голубями, а голубеводы наблюдали большого пёстрого дятла *Dendrocopos major*, клевавшего 3-4-дневных птенцов горлицы в их гнезде. Однажды отмечена даже чайка-хохотунья *Larus cachinnans*, поедавшая мёртвую малую горлицу.

Таким образом, значительная часть взрослых птиц и птенцов малой горлицы в городах погибает от различных хищников, особенно в зимний период. И поэтому за полвека после её появления в Махачкале, она до сих пор практически не расширила свой ареал к северу, резко отличаясь в этом плане от кольчатой горлицы, которая за тот же период успела проникнуть даже в высокогорные районы Дагестана (Шамильский, Чародинский, Цунтинский и др.).

Зимовки малых горлиц и поведение птиц

Зимой 2021/22 г., в ноябре – феврале, в Махачкале были проверены все известные места гнездования и летних встреч малых горлиц. Как оказалось, из 18 пунктов гнездования более половины были покинуты птицами. Одна пара, дважды размножавшаяся летом 2020 г. на постоянном участке во дворе одного из авторов, а также ещё три известные пары покинули места своего гнездования после вылета птенцов. Первая пара окончательно исчезла на гнездовой территории после 11.10.2020 г. Лишь на некоторых участках малые горлицы остались зимой в местах гнездования, однако их численность в течение зимы уменьшалась.

Так, например, на одном из участков в декабре 2022 г. держалось 14 птиц, а к началу февраля 2023 г. там остались всего 4 особи. В среднем же группы горлиц в холодный период года насчитывали по 2.8 особей ($n = 24$). Можно полагать, что их численность в Махачкале в течение осенне-зимнего периода сокращается по разным причинам примерно вдвое. Возможно, часть птиц откочёвывает на зиму из Махачкалы в сторону Дербента или в Азербайджан и далее на юг. Так, по всей видимости, пролётная горлица была встречена 21.10.2024 г. в небольшом селении Чародинского района в высокогорьях на самом юге Дагестана (см. выше).

Уменьшение числа малых горлиц в зимний период – закономерное явление также и для некоторых городов Средней Азии. Например, в Узбекистане в нижнем течении Амударьи горлицы откочёвывают на зиму из городов, находящихся у северной границы ареала, появляясь там вновь в начале марта (Kotov, 1976). А в Казахстане на перевале Чокпак осенью наблюдаются хорошо выраженные перемещения малых горлиц, отлетающих на небольшое, до 200 км, расстояние (Zaripova, Gavrilov, 2016).

Интересно, что на территории зернохранилищ и в других богатых кормом местах как в Махачкале, так и в пригородах, где кормятся огромные стаи сизых голубей, зимой малых горлиц заметить не удалось. Ни одной малой горлицы не было и в скоплении примерно из 100 кольчатых горлиц, кормившихся 02.02.2023 г. в Махачкале на территории зернокомбината.

Но летом в центре Махачкалы однажды 07.08.2020 г. наблюдалась малая горлица, которая кормилась вместе кольчатой горлицей на площади, где птицы не проявляли агрессии друг к другу. Вместе с сизыми голубями малые горлицы регулярно собираются во дворах домов, где ведётся их подкормка. При этом горлицы смело нападают на сизых голубей, стараясь прогнать их с кормовой площадки. Летом от 2 до 6 малых горлиц постоянно держались во дворе у клетки с домашними перепелами, причём горлицы узнавали хозяина, встречали его вечером на улице и летели во двор, ожидая, когда начнётся кормёжка перепелов.

Покинувшие гнездо слётки малых горлиц из разных пар, размножавшихся на соседних гнездовых участках, вскоре, по-видимому, объединяются в небольшие группы и проводят жаркие часы дня в кронах деревьев, растущих во дворах и других укромных местах. Так, подобное скопление более 20 птиц отмечено вечером 28.08.2022 г. в Махачкале во дворе дома № 35 на ул. К. Юсупова. Горлицы, оставшиеся в городе на зимовку, тоже собираются в стаи до 6 – 11 особей в окрестностях голубятен и птичников, где находят дополнительную подкормку. Такая стай-

ка из 8 птиц наблюдалась, например, днём 13.12.2019 г. на дереве в саду дома по адресу ул. 4-я Магистральная, д. 8.

В летний период малые горлицы довольно часто отмечались в Махачкале возле кустарников у подножья горы Тарки-Тау, а по окраинам Дербента они наблюдались на открытых участках, заросших сорняками. Возможно, в кустарниковых зарослях и на открытых полях горлицы находят какие-то дополнительные корма или необходимое минеральное питание.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Малая горлица в прошлом была распространена лишь в Африке, Передней Азии и Индостане, откуда сравнительно недавно проникла в Среднюю Азию. Во второй половине XX в. эта горлица начала заселять также Закавказье, а затем появилась на гнездовании и на Северном Кавказе, однако кавказский участок её ареала до сих пор ещё не отражён на обзорных картах распространения этого вида. Биология малой горлицы детально изучена в Средней Азии, но на территории России сведения о её экологии до последнего времени практически отсутствовали.

В Дагестане на низменностях вдоль берега Каспийского моря в XXI в. сформировался относительно стабильный участок ареала малой горлицы, которая сейчас обычна здесь в городах, гнездясь в основном на различных постройках человека, но к северу от Махачкалы эти горлицы пока практически не проникают. В Предкавказье известны лишь небольшие изолированные очаги, где предполагается эпизодическое гнездование отдельных пар, и изредка встречаются залётные особи, проникающие к северу до Элисты и Астрахани. Но в связи с современным потеплением климата этот оседлый южный вид может продолжить расселение по югу России, осваивая прежде всего урбанизированные территории Предкавказья.

На юге России малая горлица гнездится с марта – апреля до сентября – октября. В течение гнездового периода обычно отмечается до 3–4 циклов размножения. Эффективность гнездования составляет 75.1%, т.е. на крыло поднимается в среднем 1.5 птенца на один выводок, или до 4 – 6 молодых птиц у отдельных пар за лето. Однако рост численности малых горлиц в Дагестане сдерживается, вероятно, их высокой смертностью, прежде всего, во время зимовки. Поэтому здесь необходимо активизировать мониторинг их урбанизированных популяций, акцентируя внимание на изучении экологических взаимоотношений малой горлицы с конкурентами и хищниками, а также на выяснении роли абиотических факторов в динамике её численности.

Благодарности. Пользуясь возможностью, мы искренне благодарим Ю. Е. Комарова, Х. Х. Журтова, В. Ю. Ананяна, А. С. Шевцова, М. В. Заболотную и А. Гусейнова, предоставивших нам свои неопубликованные данные, а также голубеводов Махачкалы, помогавших нам в наблюдениях за малыми горлицами в городе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

Abdusalyamov I. A. *The Fauna of the Tajik SSR. Vol. 19: Birds.* Dushanbe, Donish, 1971, pt. 1. 404 p. (in Russian).

Abuladze A. V. The first occurrence of the Palm Dove (*Streptopelia senegalensis*) in Georgia. *Bulletin of the Academy of Sciences of the Georgian SSR*, 1986, vol. 124, no. 3, pp. 621–623 (in Russian).

Adamian M. S. On breeding of Palm Dove (*Streptopelia senegalensis*) in Yerevan city. *Biological Journal of Armenia*, 1981, vol. 34, no. 5, pp. 536–537 (in Russian).

Atlas of Breeding Birds of the European Part of Russia. Moscow, Fiton XXI, 2020. 908 p. (in Russian).

Belik V. P. Some peculiarities of bird population in artificial steppe stands of the Lower Don river area and of lowlands northward of Caucasus. *Ornithologia*, 1985, vol. 20, pp. 96–130 (in Russian).

Belik V. P. Wood pigeon and common turtle dove in the steppe Don region. *Kavkazskii ornitologicheskii vestnik*, 1993, iss. 5, pp. 14–42 (in Russian).

Belik V. P. *Birds of the Don Steppe: Formation of the Fauna, Its Anthropogenic Transformation, and Conservation Issues*. Rostov-on-Don, Rostov State Pedagogical University Publ., 2000. 376 p. (in Russian).

Belik V. P. Cadastre of the nesting avifauna of Southern Russia. *Strepet*, 2005, vol. 3, iss. 1–2, pp. 5–37 (in Russian).

Belik V. P. Our Doves. *Mir ptits*, 2020, no. 51–52, pp. 2–5 (in Russian).

Belik V. P. *Birds of Southern Russia: in 2 volumes. Vol. 1: Non-Passerines. Materials for the inventory*. Rostov-on-Don, Taganrog, Southern Federal University Publ., 2021. 812 p. (in Russian).

Belik V. P., Moskalenko V. M. Avifaunistic rarities of the Sumy Polissya. 2. Non-Passeriformes. *Berkut*, 2018, vol. 27, iss. 1, pp. 1–38 (in Russian).

Belik V. P., Nasrulaev N. I. New species in the avifauna of the Botlikh depression (Inner Dagestan). *The Russian Journal of Ornithology*, 2021, vol. 30, express-iss. 2096, pp. 3527–3555 (in Russian).

Belik V. P., Nasrulaev N. I. On the avifauna of arid basins in Inner Dagestan: Botlikh Basin on the Andiy Koisu River. In: *Sustainable Development of Specially Protected Natural Areas. Vol. 10: Collection of articles from the 10th Anniversary National Scientific and Practical Conference*. Sochi, Kopitsentr1996, 2023, pp. 26–60 (in Russian).

Belik V. P., Nasrulaev N. I. New bird finds on the Andiyskoe Koisu river. *The Russian Journal of Ornithology*, 2024a, vol. 33, express-iss. 2457, pp. 4018–4028 (in Russian).

Belik V. P., Nasrulaev N. I. Trough bird fauna of the North Caucasus and features of its formation, the Botlikh trough-like depression of Inner Dagestan taken as an example. *Zoologicheskii Zhurnal*, 2024b, vol. 103, no. 3, pp. 56–79 (in Russian). <https://doi.org/10.31857/S0044513424030071>

Belik V. P., Polivanov V. M., Til'ba P. A., Dzhmirzoev G. S., Muzaev V. M., Bukreeva O. M., Rusanov G. M., Reutsky N. D., Moseikin V. N., Chernobay V. F., Khokhlov A. N., Ilyukh M. P., Mnatsekanov R. A., Komarov Yu. E. Current population trends of breeding birds of Southern Russia. *Strepet*, 2003, no. 1, pp. 10–30 (in Russian).

Berezovikov N. N. New data on expansion of the Palm Dove *Streptopelia senegalensis* in the Altai krai. *The Russian Journal of Ornithology*, 2014, vol. 23, express-iss. 1053, pp. 3037–3040 (in Russian).

Berezovikov N. N., Kondratenko G. S. The Palm Dove *Streptopelia senegalensis* in the city of Aktau on the east coast of the Caspian sea. *The Russian Journal of Ornithology*, 2012, vol. 21, express-iss. 756, pp. 1095–1096 (in Russian).

Bogdanov M. N. *Essays on the Nature of the Khiva Oasis and the Kyzyl Kum Desert*. Tashkent, F. V. Bazilevsky Printing House, 1882. 155 p. (in Russian).

Borodikhin I. F. On the reconstruction of the avifauna of the city of Alma-Ata. *Proceedings of the III All-Union Ornithological Conference*. Lvov, Lvov State University Publ., 1962, book 1, pp. 52 (in Russian).

- Borodikhin I. F. *Birds of Alma-Ata*. Alma-Ata, Nauka, 1968. 121 p. (in Russian).
- Bragin E. A., Bragina T. M. *Fauna of the Naurzum Reserve*. Kostanay, Kostanay Publ., 2002. 56 p. (in Russian).
- Bukreev S. A., Dzhamirzoev G. S., Bykov Yu. A., Rodionov M. S. Bird observations on the Dagestan coast of the Caspian Sea and the Primorsky Plain in winter 2018. *Proceedings of the Dagestan State Nature Reserve*, 2018, iss. 14, pp. 65–104 (in Russian).
- Butiev V. T., Mikheev A. V., Kostin A. B., Koblik E. A., Lebedeva E. A. Notes on rare bird species of the Caucasian coast of the Caspian Sea (mouth of the Samur River, Dagestan ASSR). In: *Ornithological Resources of the North Caucasus: Abstracts of reports from a scientific and practical conference*. Stavropol, Regional Council of the All-Union Society for Nature Conservation Publ., 1989, pp. 137–152 (in Russian).
- Cherenkov A. E., Cherenkov S. E. The Palm Dove in Moscow. *Ornithologia*, 1983, vol. 18, pp. 185 (in Russian).
- Danilov N. N. Experience in determining the accuracy of methods for quantitative bird counting. *Zoologicheskii Zhurnal*, 1956, vol. 35, no. 11, pp. 1697–1701 (in Russian).
- del Hoyo J., Elliott A., Sargatal J., eds. *Handbook of the Birds of the World. Vol. 4: Sandgrouse to Cuckoos*. Barcelona, Lynx Ed., 1997. 679 p.
- Dickinson E. C., Remsen J. V.- Jr., eds. *The Howard and Moore: Complete checklist of the birds of the World. Vol. 1: Non-passerines*. 4th ed. Eastbourne, Aves Press, 2013. 461 p.
- Dinkevich M. A., Lastovetsky V. E. On encounters with the Palm Dove in Krasnodar. *Kavkazskii ornitologicheskii vestnik*, 2004, iss. 16, pp. 16–17 (in Russian).
- Dobrokhoto B. P. Methodology of bird census during the nesting period using a linear transect and its possible errors. *Meeting on the Issues of Organization and Methods of Census of Terrestrial Vertebrate Fauna Resources: Abstracts of reports*. Moscow, Moscow Society of Naturalists Publ., 1961, pp. 124–126 (in Russian).
- Dobrokhoto B. P. Features of the application of the linear transect method in bird census in forest landscapes. *Ornithologia*, 1962, vol. 5, pp. 379–385 (in Russian).
- Dolgushin I. A. Order of Pigeons – Columbidae. In: *Birds of Kazakhstan*. Alma-Ata, Academy of Sciences of the Kazakh SSR Publ., 1962, vol. 2, pp. 328–369 (in Russian).
- Dzhamirzoev G. S., Bukreev S. A. Palm Dove. In: *Atlas of Breeding Birds of the European Part of Russia*. Moscow, Fiton XXI, 2020, pp. 440–441 (in Russian).
- Dzhamirzoev G. S., Perevozov A. G., Ukolov I. M. Materials on the ornithological fauna of the Sarykum Dunes site of the Dagestan State Nature Reserve. *Proceedings of the Dagestan State Nature Reserve*, 2011, iss. 4, pp. 121–127 (in Russian).
- Erdnenov G. I., Aleksandrov D. Palm Dove. *Strepet*, 2016, vol. 14, iss. 1-2, pp. 221 (in Russian).
- Gavrilov E. I. Synchronisation of breeding cycles in the Palm Dove. *Ornithologia*, 1983, vol. 18, pp. 189–190 (in Russian).
- Gavrilov E. I., Borodikhin I. F., Shcherbakov B. V. Distribution of the Palm and Collared Turtle Doves in Kazakhstan. *Vestnik zoologii*, 1982, no. 4, pp. 55–59 (in Russian).
- Irisova N. L., Petrov V. Yu., Inozemtsev A. G. On the distribution of certain birds in the Altai region. *Materials on the Bird Distributions in the Urals, Priuralye and Western Siberia*, 1998, iss. 3, pp. 89 – 93 (in Russian).
- Ivanchev V. P. Four breeding cycles in a pair of Stock Dove (*Columba oenas*) in one season in south-eastern Meschera Depression, Ryazan Region, Russia. *Ornithologia*, 2003, vol. 30, pp. 201–202 (in Russian).
- Khohlov A. N., Vilkov E. V., Dzhamirzoev G. S. On the colonization of urbanized areas of the coastal part of Dagestan by the little turtle dove. In: *Natural Resources and Environmental Education in the North Caucasus: Proceedings of the interregional scientific and practical conference*. Stavropol, Stavropol State University Publ., 1998, pp. 102–103 (in Russian).

- Khrokov V. V. On the seventh consecutive nesting of the Palm Dove in Almaty. In: *Kazakhstanian Ornithological Bulletin* 2005. Almaty, Tethys, 2006, pp. 180–181 (in Russian).
- Koblik E. A., Red'kin Ya. A., Arkhipov V. Yu. *Checklist of the Birds of Russian Federation*. Moscow, KMK Scientific Press, 2006. 256 p. (in Russian).
- Komarov Yu. E. New species and repeat sightings of a number of rare birds in the avifauna of the Republic of North Ossetia–Alania. *Proceedings of the Dagestan State Nature Reserve*, 2007, iss. 1, pp. 13–16 (in Russian).
- Komarov Yu. E., Ivashchenko N. A., Maliyev S. V. On avifauna of Mozdok district of North Ossetia–Alania. *Strepet*, 2011, vol. 9, iss. 1–2, pp. 38–67 (in Russian).
- Kotov A. A. On breeding biology and behaviour of the Laughing dove (*Streptopelia senegalensis*). *Ornithologia*, 1976, vol. 12, pp. 132–143 (in Russian).
- Laughing Dove *Streptopelia senegalensis* (Linnaeus, 1766). *Birds of European Russia*, 2025. Available at: <https://european.russia.birding.day/v2taxgal.php?s=247&l=ru&p=0> (accessed November 30, 2025).
- Mauersberger G., Möckel R. Über Arealerweiterungen bei vier Vogelarten im kaukasischen Raum. *Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum Berlin*, 1987, Bd. 63, Suppl. 11, S. 97–111.
- Meklenburtsev R. N. The pigeon family. In: *Birds of the Soviet Union*. Moscow, Sovetskaya Nauka, 1951, vol. 2, pp. 3–70 (in Russian).
- Meklenburtsev R. N. Columbidae family. In: *Birds of Uzbekistan*. Tashkent, Fan, 1990, vol. 2, pp. 182–206 (in Russian).
- Menzbir M. A. *Birds of Russia*. Moscow, Typo-lithography by I. N. Kushnerev and K., 1895, vol. 1. 836 p. (in Russian).
- Moiseev A. P. On the appearance of the *Streptopelia senegalensis* in the city of Kostanay. In: *Kazakhstanian Ornithological Bulletin* 2006. Almaty, Tethys, 2007, pp. 165 (in Russian).
- Morozov N. S. Comparison of bird census results using the transect method and the point-map method in the Valdai gray alder forest. *Zoologicheskii Zhurnal*, 1989, vol. 68, no. 4, pp. 114–123 (in Russian).
- Muzaev V. M. Palm Dove. *Strepet*, 2016, vol. 14, iss. 1–2, pp. 221 (in Russian).
- Nasrulaev N. I. On ecology of the Palm Dove *Streptopelia senegalensis* in Makhachkala. *The Russian Journal of Ornithology*, 2022, vol. 31, express-iss. 2185, pp. 1981–1993 (in Russian).
- Nasrulaev N. I. Reproduction of the Palm Dove (*Streptopelia senegalensis*) in Makhachkala. In: *Current Issues in Bird Conservation in Russia: Proceedings of the All-Russian scientific and practical conference dedicated to the 30th anniversary of the Russian Bird Conservation Union*. Moscow, Makhachkala, Russian Bird Conservation Union Publ., 2023, pp. 39–41 (in Russian).
- Novikov G. A. *Field Studies in the Ecology of Terrestrial Vertebrates*. Moscow, Sovetskaya Nauka, 1953. 503 p. (in Russian).
- Palmgren P. Quantitative Untersuchungen über die Vogelfauna in den Wäldern Sudfinnlands, mit besonderer Berücksichtigung Allands. *Acta Zoologica Fennica*, 1930, vol. 7, pp. 1–218.
- Petrov V. Yu., Plotnikov V. N., Chupin I. I., Irisov E. A. New bird discoveries in the flatlands of the Altai Territory. *Zoological Problems of the Altai Territory: Abstracts of reports for the conference*. Barnaul, Altai State University Publ., 1990, pp. 37–38 (in Russian).
- Rustamov A. K. On the winter reproduction of the little turtle dove (*Streptopelia senegalensis* ermanni Bonap.) in Ashgabat. *Bulletin of the Academy of Sciences of the Turkmen SSR. Biology series*, 1955, iss. 6, pp. 77–79 (in Russian).
- Rustamov A. K. Palm Dove. In: *Birds of Russia and Adjacent Regions: Pteroclitiformes, Columbiformes, Cuculiformes, and Strigiformes*. Moscow, Nauka, 1993, pp. 163–181 (in Russian).
- Shchegolev V. I. Quantitative bird census in forest areas. In: *Methods for Studying the Productivity and Structure of Bird Species Within Their Ranges*. Vilnius, Mokslas, 1977, pt. 1, pp. 95–102 (in Russian).

Shevtsov A. S. Palm Dove *Streptopelia senegalensis*: The work of the north Caucasus avifaunal commission in 2023. *The Russian Journal of Ornithology*, 2024, vol. 33, express-iss. 2383, pp. 187 (in Russian).

Shvedov R. N., Parfenov E. A. Summer encounters with the Palm Dove in the foothills of Stavropol. *Kavkazskii ornitologicheskii vestnik*, 2008, iss. 20, pp. 234–239 (in Russian).

Skachkov S. A. Palm Dove. *Strepet*, 2020, vol. 17, iss. 2, pp. 114 (in Russian).

Stepanyan L. S. *Synopsis of Ornithological Fauna of the USSR*. Moscow, Nauka, 1990. 726 p. (in Russian).

Stepanyan L. S. *Conspectus of the Ornithological Fauna of Russia and Adjacent Territories (within the borders of the USSR as a historic region)*. Moscow, Akademkniga, 2003. 808 p. (in Russian).

Zabolotnaja M. V. Palm Dove *Streptopelia senegalensis*. *Mir ptits*, 2025, no. 59, pp. 16 (in Russian).

Zaripova S. H., Gavrillov A. E. Features of autumnal migration of *Streptopelia decaocto*, *S. turtur*, *S. orientalis* and *S. senegalensis* over the Chokpak pass in the foothills of the Western Tien-Shan. *The Russian Journal of Ornithology*, 2016, vol. 25, express-iss. 1264, pp. 1026–1027 (in Russian).

Zarudny N. A. Ornithological fauna of the Transcaspian region (northern Persia, the Transcaspian province, Khiva oasis and plain Bukhara). *Bulletin de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou*, 1896, no. 2, pp. 1–555 (in Russian).

**Palm Dove (*Streptopelia senegalensis*) (Columbidae, Aves)
in the southern Russia**

V. P. Belik ^{1✉}, N. I. Nasrulaev ²

¹ Southern Federal University

105 Bolshaya Sadovaya St., Rostov-on-Don 344006, Russia

² Precaspian Institute of Biological Resources of the Daghestan Federal Research Centre of RAS

45 M. Gadzhiev St., Makhachkala 367000, Russia

Received: December 16, 2024 / revised: May 19, 2025 / accepted: May 20, 2025 / published: December 17, 2025

Abstract: In the past, the Palm Dove (*Streptopelia senegalensis*) was only distributed in Africa, Western Asia and Hindustan, from where it relatively recently penetrated into Central Asia. In the second half of the 20th century, the Palm Dove began to populate Transcaucasia and also appeared for breeding in the North Caucasus, but this part of its range is still not reflected in the overview maps of this species distribution. The Palm Dove biology has been studied in detail in Central Asia, but in Russia, until recently, information about its ecology was almost absent. In Dagestan, on the lowlands along the Caspian Sea coast, a relatively stable range of the Palm Dove was formed in the 21st century. It is now common in cities, nesting mainly on buildings, but it practically does not penetrate north of Makhachkala City. In the Ciscaucasia, only small isolated foci are known, where episodic nesting of individual pairs is assumed, and occasionally vagrant specimens are encountered, penetrating as far north as Elista and Astrakhan cities. However, due to current global warming, this sedentary species may soon continue to spread across the southern Russia, primarily developing urbanized territories. Therefore, here, in the cities, it is necessary to continue monitoring of the southern Russian populations of the Palm Dove, focusing on studies of the ecological relationships of this species with competitors and predators, as well as on clarifying the role of abiotic factors in the dynamics of its numbers.

Keywords: Palm Dove, distribution, numbers, ecology, North Caucasus

Ethics approval and consent to participate: This work does not contain any studies involving human and animal subjects.

Competing interests: The authors have declared that no competing interests exist.

For citation: Belik V. P., Nasrulaev N. I. Palm Dove (*Streptopelia senegalensis*) (Columbidae, Aves) in the southern Russia. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2025, no. 4, pp. 392–411 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2025-4-392-411>

✉ *Corresponding author:* Department of Zoology of Southern Federal University, Russia.

ORCID and e-mail addresses: Viktor P. Belik: <https://orcid.org/0000-0003-2316-5353>, vpbelik@mail.ru; Nasrula I. Nasrulaev: <https://orcid.org/0000-0003-2063-8418>, nasrulaev@mail.ru.

Оригинальная статья

УДК 619:616.995.122

<https://doi.org/10.35885/1684-7318-2025-4-412-424>

РАЗНООБРАЗИЕ И РАСПРОСТРАНЕНИЕ МЕТАЦЕРКАРИЙ ОПИСТОРХИД РЫБ В ВОДОЕМАХ УРБАНИЗИРОВАННЫХ ТЕРРИТОРИЙ

О. М. Бонина ^{1✉}, Е. А. Ефремова ^{1,3}, Е. А. Удальцов ², Е. Р. Самохина ³

¹ Сибирский федеральный научный центр агробиотехнологий РАН

Россия, 630501, Новосибирская обл., п.г.т. Краснообск, ул. Центральная, д. 26

² Новосибирский государственный технический университет

Россия, 630073, г. Новосибирск, проспект Маркса, д. 20

³ Новосибирский государственный аграрный университет

Россия, 630039, г. Новосибирск, ул. Добролюбова, д. 160

Поступила в редакцию 23.08.2024 г., после доработки 22.05.2025 г., принята 10.06.2025 г., опубликована 17.12.2025 г.

Аннотация. Представлена характеристика разнообразия описторхид и зараженность дополнительных хозяев в различных водных экосистемах в условиях мегаполиса – г. Новосибирска. В задачи исследований входило определение видового состава метацеркарий описторхид, анализ их встречаемости и численности у рыб в каждом из трех групп водоемов: р. Обь, ее притоки и Бердский залив, расположенных в границах Новосибирска и отличающихся по комплексу абиотических и биотических характеристик. В обследованных водоемах состав гемипопуляции метацеркариев идентичен и представлен 3 видами – *Opisthorchis felineus* (Rivolta, 1884), *Metorchis bilis* (Braun, 1890) и *Metorchis xanthosomus* (Creplin, 1846), однако зараженность дополнительного хозяина личинками описторхид отдельных видов в различных водных локалитетах изменчива и определяется местными экологическими особенностями. Наиболее распространенный вид описторхид у рыб, отловленных в р. Обь и Бердском заливе – *O. felineus*, субдоминантом выступают, соответственно, *M. xanthosomus* и *M. bilis*. В Бердском заливе наиболее часто и интенсивно заражены *O. felineus* туводные – язь, верховка, елец, а *M. bilis* – язь и верховка. В р. Обь метацеркарии *O. felineus* и *M. xanthosomus* регистрировали преимущественно у промыслового язя. У дополнительных хозяев, обитающих в притоках Оби, в отличие от других водных объектов, доминантами являются *M. bilis* и *O. felineus*, при этом у верховки и язя непромысловых размеров чаще выявляли метацеркарии *M. bilis*, а у туводной плотвы – *O. felineus*. Анализ разнообразия представителей метацеркариев описторхид с использованием биологических индексов свидетельствует об упрощенной структуре сообществ описторхид в каждом водоеме. Наиболее сложная структура гемипопуляции описторхид выявлена в притоках Оби ($H = 1.01$), затем в Бердском заливе ($H = 0.51$) и в р. Обь ($H = 0.32$). Высокие величины индексов доминирования (D) характерны для магистрального русла Оби и Бердского залива, что указывает на обилие одного вида описторхид, а именно *O. felineus*. Низкие значения индекса Симпсона в притоках Оби свидетельствуют о выравнивании обилия численности метацеркарий и отсутствии явного доминирования какого-либо вида.

Ключевые слова: сообщество описторхид, метацеркарии, урбоэкосистема, водные локалитеты, Новосибирск

✉ Для корреспонденции. Лаборатория оптимизации противоэпизоотических систем Сибирского федерального научного центра агробиотехнологий РАН.

ORCID и e-mail адреса: Бонина Ольга Михайловна: <https://orcid.org/0000-0001-9480-1797>, olga-bonina@mail.ru; Ефремова Елена Александровна: <https://orcid.org/0000-0002-4062-3822>, alfa_parazit@mail.ru; Удальцов Евгений Анатольевич: <https://orcid.org/0000-0002-2005-6285>, ugodnic@gmail.com; Самохина Екатерина Романовна: <https://orcid.org/0009-0003-2444-9400>, samokhina9050@mail.ru.

Соблюдение этических норм. Протоколы с использованием животных были одобрены Комитетом по биоэтике Новосибирского государственного аграрного университета (протокол № 6 от 28.12.2023 г.).

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Для цитирования. Бонина О. М., Ефремова Е. А., Удальцов Е. А., Самохина Е. Р. Разнообразие и распространение метацеркарий описторхид рыб в водоемах урбанизированных территорий // Поволжский экологический журнал. 2025. № 4. С. 412 – 424. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2025-4-412-424>

ВВЕДЕНИЕ

Города, особенно крупные мегаполисы, оказывают существенное влияние на те природные объекты, которые с ними соприкасаются или находятся на их территории. Урбанистическое влияние может заметно менять естественное течение природных процессов, поведенческие паттерны животных и паразитарных экосистем.

Описторхозы – обширная группа зооантропонозных заболеваний, имеющих как эпидемическое, так и эпизоотическое значение. Причина болезни – паразитирование в гепатобилиарной системе хозяина трематод семейства *Opisthorchiidae* (Lühe, 1911), близких по систематическому положению, имеющих сходный круг хозяев и ареал распространения. Для всех представителей данного семейства также характерен сложный цикл развития, включающий в себя развитие личиночных форм в первом промежуточном хозяине (моллюски-битинииды) и во втором, или дополнительном хозяине (рыбы семейства *Cyprinidae* Rafinesque, 1815 – карповые, которые по версии Fishbase отнесены к сем. *Leuciscidae*), взрослая форма паразита – в окончательном хозяине (человек, плотоядные млекопитающие и рыбоядные птицы). Дефинитивный хозяин заражается при поедании рыбы, инвазированной личинками описторхид.

Объектом нашего исследования является ситуация с зараженностью рыб метацеркариями описторхид в условиях такого мегаполиса, как Новосибирск. Крупнейший город Сибири находится на территории самого большого в мире гиперэндемичного очага описторхоза, вызываемого трематодами сем. *Opisthorchiidae* *Opisthorchis felineus* (Rivolta, 1884), *Metorchis bilis* (Braun, 1890).

Кроме того, в городских ландшафтах присутствуют водоемы с разнообразными экологическими характеристиками – крупная магистральная р. Обь, ее притоки (малые реки) и Бердский залив, как часть Новосибирского водохранилища. Эти водотоки являются естественным местообитанием дополнительного хозяина описторхид – пресноводных карповых рыб.

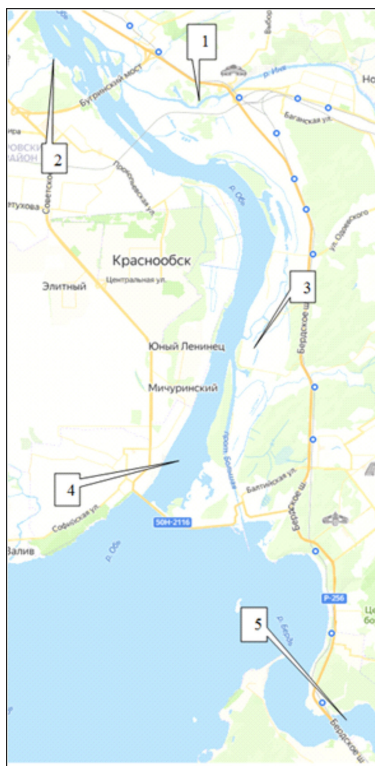
Проблема зараженности второго промежуточного хозяина метацеркариями описторхид в Западной Сибири отражена во многих работах, однако исследования, проводимые ранее, как правило, касаются описания зараженности рыб в отдельных водоемах – в средней и нижней Оби (Ilyin et al., 2013; Osipov et al., 2018; Simakova et al., 2019; Osipov, Abramov, 2019; Maiurova, Kustikova, 2019); в среднем и нижнем течении р. Иртыш (Vepreva, Fattakhov, 2008; Pelgunov, 2012; Liberman,

Voropaeva, 2018), в водохранилищах (Bonina et al., 2009), а также в природных водных объектах Новосибирской области (Karpenko et al., 2008). Малочисленность работ в отношении сравнительного анализа разнообразия описторхид, зараженности ими второго промежуточного хозяина, обитающего в условиях экологического дисбаланса городской среды, определила актуальность наших исследований.

Цель работы – выявить видовое разнообразие личиночных форм описторхид и оценить зараженность ими рыб в различных водных экосистемах Новосибирска.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалами для исследования послужила рыба, отловленная в разные периоды с 2002 по 2023 гг. в р. Обь и ее притоках – реках Ельцовка, Иня и Тула, протекающих в границах города Новосибирска, а



Места отлова рыбы в водоемах города Новосибирска: 1 – р. Иня, 2 – р. Тула, 3 – р. Ельцовка, 4 – р. Обь, 5 – Бердский залив

Figure. Fishing spots in the water bodies of Novosibirsk city: 1 – Inya River, 2 – Tula River, 3 – Yeltsovka River, 4 – Ob River, 5 – Berdsky Bay

также в пригородном водоеме – Бердском заливе, на берегах которого находится г. Бердск (рисунк). Бердский залив представляет собою часть Новосибирского водохранилища. Водные объекты мы рассматриваем как разные экосистемы, характеризующиеся своеобразными условиями, которые отличаются по гидрологическому режиму, наличию мелководий, флоры и фаунистическому видовому составу.

Всего отловлено и исследовано 859 экз. рыб 6 видов, в том числе 233 экз. язя – *Leuciscus idus* (Linnaeus, 1758), 224 экз. ельца – *Leuciscus leuciscus* (Linnaeus, 1758), 251 экз. плотвы *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758), 108 экз. леща – *Abra-mis brama* (Linnaeus, 1758), 20 экз. верховки – *Leucaspius delineatus* (Heckel, 1843) и 23 экз. пескаря – *Gobio gobio* (Linnaeus, 1758) (табл. 1).

Систематическая принадлежность исследованных рыб определена по справочнику-определителю «Рыбы СССР» (Lebedev et al., 1969). По длине тела рыб разделили на 2 группы: промысловые и туводные. Первые, как правило, являются источником питания для человека, вторые – для животных и, реже, человека. Размер промысловых рыб – 25 см и более. Размер определялся стандартно – от вершины рыла до основания средних лучей хвостового плавника. Сведения о зараженности туводных рыб необходимы для выявления локальных очагов описторхоза.

Зараженность второго промежуточного хозяина оценивали на основе вскрытий с применением компрессорного метода (Kotelnikov, 1983).

Объектами для наблюдения послужили 3 вида описторхид – *Opisthorchis felineus* (Rivolta, 1884), *Metorchis bilis* (Braun, 1890), определяющие эпидемический и *Metorchis xanthosomus* (Creplin, 1846) – эпизоотический статус территории. Для идентификации метацеркарий описторхид использовали «Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР» (Opredelitel'..., 1987). Анализ гельминтологического материала провели с использованием следующих паразитологических показателей – частота встречаемости инвазированных особей в исследованной выборке – экстенсивность инвазии (ЭИ, %), индекс обилия (ИО, экз.) и интенсивность инвазии (ИИ, экз.), соответственно, среднее количество метацеркарий на одну обследованную и зараженную особь (Fedorov, Laskin, 1980).

Таблица 1. Количество исследованных рыб из разных водоемов в Новосибирске
Table 1. Number of studied fish from different water bodies in Novosibirsk city

| Вид рыбы / Species of fish | Водоемы / Water bodies | | | |
|---|------------------------|---|------------------------------|---------------|
| | Река Обь / Ob River | Притоки Оби / Tributaries of the Ob River | Бердский залив / Berdsky Bay | Всего / Total |
| Язь / <i>Leuciscus idus</i> | 128 | 54 | 51 | 233 |
| Елец / <i>Leuciscus leuciscus</i> | – | 25 | 199 | 224 |
| Плотва / <i>Rutilus rutilus</i> | – | 67 | 184 | 251 |
| Лещ / <i>Abramis brama</i> | 18 | 37 | 53 | 108 |
| Верховка / <i>Leucaspius delineatus</i> | – | 13 | 7 | 20 |
| Пескарь / <i>Gobio gobio</i> | – | 23 | – | 23 |
| Всего / Total | 146 | 219 | 494 | 859 |

Для оценки видового разнообразия и доминирования метацеркарий описторхид в различных экосистемах применяли индексы Шеннона (H), Симпсона (D) и Бергера – Паркера (D_{BP}) и выравненности Пилоу (E_H). Сравнение общей зараженности рыб, а также оценку достоверности различий в инвазии карповых отдельными видами паразитов в обследуемых водоемах выполняли с использованием критерия Манна – Уитни (U). Достоверными считали различия при $p < 0.05$.

Статистическую обработку данных проводили с использованием Microsoft Excel 2010 (Microsoft Corp., USA), Microsoft Access 2016 (Microsoft Corp., USA) и Statistica 6.1 (StatSoft, Inc., USA).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

У рыб, отловленных из р. Обь, ее притоков и Бердского залива Новосибирского водохранилища, расположенных в границах мегаполиса, сообщество трематод сем. Opisthorchiidae представлено 3 видами *O. felineus*, *M. bilis* и *M. xanthosomus*. В среднем зараженность (ЭИ) карповых рыб метацеркариями описторхид составляет 40.4% (табл. 2).

У 5 видов рыб из 6 обследованных выявлена микстинвазия, представленная 3 видами описторхид. У пескаря зафиксирован 1 вид – *M. xanthosomus*, со сравнительно небольшими показателями инвазированности.

Доминирующим видом описторхид у рыб в водоемах г. Новосибирска является *O. felineus*, субдоминантными видами – *M. bilis* и *M. xanthosomus*.

Таблица 2. Зараженность рыб метатеркариями описторхид в водоемах Новосибирска
Table 2. Fish infection with opisthorchid larvae in the water bodies of Novosibirsk city

| Вид рыбы / Species of fish | <i>Opisthorchis felinus</i> | | <i>Metorchis bilis</i> | | <i>Metorchis xanthosomus</i> | | Сем. Opisthorchiidae | |
|--|-----------------------------|---|------------------------|-------------------------------|------------------------------|-----------------------------|----------------------|---|
| | ЭИ, % / EI, % | ИИ (min – max)/ИО, экз. / II (min–max)/AI, spec. | ЭИ, % / EI, % | ИИ (min–max)/AI, spec. | ЭИ, % / EI, % | ИИ (min–max)/AI, spec. | ЭИ, % / EI, % | ИИ (min – max)/ИО, экз. / II (min–max)/AI, spec. |
| Верховка / <i>Leuciscus delphinus</i> , n = 20 | 25.0±9.7 | $\frac{19.6(14-42)}{4.9}$ | 70.0±10.3 | $\frac{81.9(4-198)}{57.4}$ | 10.0±6.7 | $\frac{28.0(14-42)}{2.8}$ | 90.0±6.7 | $\frac{72.3(4-198)}{65.1}$ |
| Елец / <i>Leuciscus leuciscus</i> , n = 224 | 43.3±3.3 | $\frac{56.6(1-546)}{24.5}$ | 6.7±1.7 | $\frac{17.8(1-84)}{1.2}$ | 0.9±0.6 | $\frac{9.0(4-14)}{0.1}$ | 43.8±3.3 | $\frac{58.9(1-546)}{25.8}$ |
| Детля / <i>Abramis brama</i> , n = 108 | 8.3±2.7 | $\frac{51.2(2-196)}{4.3}$ | 0.9±0.9 | $\frac{2.0(2)}{0.02}$ | 3.7±1.8 | $\frac{49.5(35-112)}{1.8}$ | 12.0±3.1 | $\frac{50.9(2-196)}{6.1}$ |
| Пескарь / <i>Gobio gobio</i> , n = 23 | 0 | 0 | 0 | 0 | 4.4±4.3 | $\frac{7.0(7)}{0.3}$ | 4.4±4.3 | $\frac{7.0(7)}{0.3}$ |
| Плотва / <i>Rutilus rutilus</i> , n = 251 | 17.5±2.4 | $\frac{14.2(2-91)}{2.5}$ | 2.4±1.0 | $\frac{4.7(2-14)}{0.1}$ | 1.2±0.7 | $\frac{5.3(2-14)}{0.1}$ | 19.5±2.5 | $\frac{13.6(2-91)}{2.7}$ |
| Язв / <i>Leuciscus idus</i> , n = 233 | 54.1±3.3 | $\frac{498.6(2-8806)}{269.6}$ | 18.0±2.5 | $\frac{79.0(2-1043)}{14.2}$ | 18.5±2.5 | $\frac{134.0(2-700)}{24.7}$ | 72.5±2.9 | $\frac{425.5(2-8806)}{308.6}$ |
| Язв / <i>Leuciscus idus</i> *, n = 138 | 65.9±4.0 | $\frac{649.5(7-8806)}{428.3}$ | 4.4±1.7 | $\frac{304.5(56-1043)}{13.2}$ | 26.8±3.8 | $\frac{153.4(7-700)}{41.1}$ | 73.9±3.7 | $\frac{653.0(7-8806)}{482.7}$ |
| Язв / <i>Leuciscus idus</i> , n = 95 | 36.8±5.0 | $\frac{106.5(2-791)}{39.2}$ | 37.9±5.0 | $\frac{41.4(2-532)}{15.7}$ | 6.3±2.5 | $\frac{13.8(2-28)}{0.9}$ | 70.5±4.7 | $\frac{79.1(2-791)}{55.8}$ |
| Всего / Total, n = 859 | 32.7±1.6 | $\frac{247.3(2-8806)}{80.9}$ | 9.1±1.0 | $\frac{61.0(2-1043)}{5.5}$ | 6.3±0.8 | $\frac{112.1(2-700)}{7.1}$ | 40.4±1.7 | $\frac{231.4(2-8806)}{93.5}$ |

Примечание. ЭИ – экстенсивность инвазии, ИИ – интенсивность инвазии, ИО – индекс обилия, * – рыба промысловых размеров.
 Note. EI – Extensiveness of infection, II – Invasion intensity, AI – Abundance index, * – commercial size fish.

Установлено, что у язя, ельца, плотвы и леща преобладает *O. felineus*, реже встречаются *M. bilis* и *M. xanthosomus*. При этом у язя зарегистрированы максимальные показатели зараженности всеми тремя видами описторхид, а у леща минимальные. Инвазированность ельца личинками кошачьей двуустки составила 43.3%, при этом значения ИИ и ИО в 9 – 10 раз ниже таковых у язя. У верховки доминирующим как по встречаемости (ЭИ), так и по ИИ и ИО является *M. bilis* (см. табл. 2).

Структура сообщества метацеркарий описторхид и зараженность рыб в Бердском заливе. Гемипопуляция метацеркарий описторхид представлена 3 видами *O. felineus*, *M. bilis* и *M. xanthosomus*. Средняя зараженность рыб метацеркариями описторхид составляет 33.0%, при этом доминирующим видом является *O. felineus*, а значения показателей для *M. bilis* и *M. xanthosomus* отличаются между собой незначительно (табл. 3). У леща сообщество описторхид представлено моноинвазией *O. felineus*, характеризующейся низкими значениями показателей, все остальные обследованные виды рыб имеют трехкомпонентную гемипопуляцию метацеркарий. У язя, верховки и ельца отмечена максимальная инвазированность описторхидами, в том числе личинками кошачьей двуустки, при этом у язя и ельца субдоминантами выступают *M. bilis*, а у верховки – *M. xanthosomus*. Показатели зараженности леща и плотвы *O. felineus* сопоставимы и характеризуются низкими значениями (см. табл. 3).

Структура сообщества метацеркарий описторхид и зараженность рыб в р. Обь. В отличие от других локалитетов, в р. Обь исследованы только два вида рыб, представленных особями промысловых размеров. Инвазированность рыб личинками трематод сем. Opisthorchiidae почти в 2 раза выше, чем в Бердском заливе.

Сообщество описторхид наиболее полно представлено у язя и включает ассоциацию *O. felineus*, *M. bilis* и *M. xanthosomus*, с максимальными значениями паразитологических показателей для *O. felineus*. Показатели зараженности леща, отловленного в русле Оби, личинками кошачьей двуустки и *M. xanthosomus* в 4 раза ниже, чем у язя из этого водного объекта (см. табл. 3).

Структура сообщества метацеркарий описторхид и зараженность рыб в притоках Оби. Сообщество личинок трематод включает 3 вида *O. felineus*, *M. bilis* и *M. xanthosomus*, при этом у рыб доминирует 2 вида описторхид – *M. bilis* и *O. felineus*, имеющих близкие по значению показатели ЭИ – 20.6 и 16.9% (см. табл. 3).

В притоках р. Обь на фоне видового разнообразия описторхид только у пескаря зафиксирована моноинвазия, обусловленная паразитированием *M. xanthosomus* (ЭИ 4.4%), у остальных рыб выявлена микстинвазия описторхид 2 – 3 видов. Елец и плотва максимально заражены *O. felineus* – 28.0 и 34.4%, что в 4 – 11 раз превышает значение этого показателя у других рыб. У язя превалирует *M. bilis* (ЭИ 53.7%) и *M. xanthosomus* (ЭИ 20.4%), тогда как у леща показатели встречаемости и обилия метацеркарий различных видов остаются низкими и их значения не имеют существенных отличий. В сообществе описторхид верховки превалирует *M. bilis* (ЭИ 100%).

Таким образом, во всех обследованных водоемах, отличающихся экологическими условиями, сообщество описторхид представлено *O. felineus*, *M. bilis* и *M. xanthosomus*. На фоне видового разнообразия описторхид структура гемипопуляции метацеркарий описторхид и уровень инвазированности второго промежуточного хозяина различными видами личинок трематод отличаются.

Таблица 3. Зараженность рыб метатеркаринными описторхид в Бердском заливе Новосибирского водохранилища, в р. Обь и ее притоках
Table 3. Fish infection with opisthorchid metacercariae in Berdsky Bay of the Novosibirsk Reservoir, Ob River, and tributaries of the Ob River

| Вид рыбы / Species of fish | <i>Opisthorchis felinus</i> | | <i>Metorchis bilis</i> | | <i>Metorchis xanthopsomus</i> | | Сем. Opisthorchiidae | |
|--|-----------------------------|--|------------------------|--|-------------------------------|--|----------------------|--|
| | Эп. % / El. % | ИН (min – max) /НО, экз. / П (min–max) /Ал. спец. | Эп. % / El. % | ИН (min – max) /НО, экз. / П (min–max) /Ал. спец. | Эп. % / El. % | ИН (min – max) /НО, экз. / П (min–max) /Ал. спец. | Эп. % / El. % | ИН (min – max) /НО, экз. / П (min–max) /Ал. спец. |
| Бердский залив Новосибирского водохранилища / Berdsky Bay of the Novosibirsk Reservoir | | | | | | | | |
| Верховка / <i>Leuciscus delphinus</i> , n = 7 | 57,1±18,7 | 14,0 (1,4) 8,0 | 14,3±1,3 2 | 14,0 (1,4) 2,0 | 28,6±17,1 | 28,0 (1,4–42) 8,0 | 71,4±17,1 | 25,2 (1,4–42) 18,0 |
| Елец / <i>Leuciscus leuciscus</i> , n = 199 | 45,2±3,5 | 59,4 (1–546) 26,9 | 7,5±1,8 | 17,8 (1–84) 1,3 | 0,5±0,5 | 14,0 (1,4) 0,1 | 45,7±3,5 | 61,8 (1–546) 28,3 |
| Лещ / <i>Abramis brama</i> , n = 53 | 9,4±4,0 | 18,6 (2–49) 1,8 | 0 | 0 | 0 | 0 | 9,4±4,0 | 18,6 (2–49) 1,8 |
| Плотва / <i>Rutilus rutilus</i> , n = 184 | 11,4±2,3 | 29,1 (2–91) 3,3 | 2,2±1,1 | 5,0 (2–14) 0,1 | 0,5±0,5 | 14,0 (1,4) 0,1 | 13,0±2,5 | 26,9 (2–91) 3,5 |
| Язь / <i>Leuciscus idus</i> , n = 51 | 72,6±6,3 | 104,6 (7–791) 75,9 | 19,6±5,6 | 165,9 (7–532) 32,5 | 7,8±3,7 | 19,3 (7–28) 1,5 | 74,5±6,1 | 147,6 (7–791) 109,9 |
| Всего / Total, n = 494 | 31,8±2,1 | 63,6 (1–791) 20,2 | 6,1±1,1 | 65,3 (1–532) 4,0 | 1,6±0,6 | 20,1 (7–42) 0,3 | 33,0±2,1 | 74,2 (1–791) 24,5 |
| Река Обь / Ob River | | | | | | | | |
| Лещ / <i>Abramis brama</i> *, n = 18 | 16,7±8,8 | 122,0 (2–364) 20,3 | 0 | 0 | 5,6±5,4 | 2,0 (2) 0,1 | 22,2±9,8 | 92,0 (4–364) 20,4 |
| Язь / <i>Leuciscus idus</i> *, n = 128 | 65,6±4,0 | 694,7 (7–8806) 455,8 | 2,3±1,3 | 471,3 (56–1043) 11,1 | 21,9±3,7 | 126,8 (7–665) 27,7 | 70,3±4,0 | 703,5 (7–8806) 494,7 |
| Всего / Total, n = 146 | 59,6±4,1 | 674,9 (2–8806) 402,2 | 2,1±1,2 | 471,3 (56–1043) 9,7 | 19,9±3,3 | 122,5 (2–665) 24,3 | 64,4±3,9 | 677,5 (2–806) 436,2 |
| Притоки р. Обь / Tributaries of the Ob River | | | | | | | | |
| Верховка / <i>Leuciscus delphinus</i> , n = 13 | 7,7±7,4 | 42,0 (4,2) 3,2 | 100,0 | 87,2 (4–198) 87,2 | 0 | 0 | 100,0 | 90,4 (4–198) 90,4 |
| Елец / <i>Leuciscus leuciscus</i> , n = 25 | 28,0±8,9 | 19,9 (2–56) 5,6 | 0 | 0 | 4,0±3,9 | 4,0 (4) 0,2 | 28,0±8,9 | 20,4 (2–56) 5,7 |
| Лещ / <i>Abramis brama</i> , n = 37 | 2,7±2,7 | 2,0 (2) 0,1 | 2,7±2,7 | 2,00 (2) 0,05 | 8,1±4,5 | 65,3 (35–112) 5,3 | 10,8±5,1 | 50,0 (4–112) 5,4 |
| Пескарь / <i>Gobio gobio</i> , n = 23 | 0 | 0 | 0 | 0 | 4,4±4,3 | 7,0 (7) 0,3 | 4,4±4,3 | 7,0 (7) 0,3 |
| Плотва / <i>Rutilus rutilus</i> , n = 67 | 34,3±5,8 | 0,5 (4–8) 0,2 | 2,9±2,1 | 4,00 (2–6) 0,12 | 2,9±2,1 | 1,0 (2) 0,03 | 37,3±5,9 | 0,9 (2–8) 0,3 |
| Язь / <i>Leuciscus idus</i> , n = 54 | 9,3±3,9 | 120,8 (2–252) 11,1 | 53,7±6,8 | 8,41 (2–50) 4,52 | 20,4±5,5 | 194,0 (2–700) 39,5 | 75,9±5,8 | 72,7 (2–700) 55,2 |
| Всего / Total, n = 219 | 16,9±2,5 | 21,6 (2–252) 3,7 | 20,6±2,7 | 30,82 (2–198) 6,33 | 8,2±1,9 | 130,2 (2–700) 10,7 | 41,6±3,3 | 49,8 (2–700) 20,7 |

Примечание. Условные обозначения см. табл. 2.

Note. See Table 2 for symbols.

В Бердском заливе и Оби превалирует *O. felineus*, тогда как в притоках *O. felineus* и *M. bilis*. Эпизоотически значимый вид – *M. xanthosomus* чаще регистрируется в Оби и ее притоках. Согласно данным В. В. Вепревой, Р. Г. Фаттахова (Vepreva, Fattakhov, 2008) в озерных водоемах Тюмени гемипопуляция описторхид представлена лишь двумя видами *O. felineus* и *M. xanthosomus*, однако доминирующим видом, как и в наших исследованиях, является *O. felineus*.

Сравнительный анализ инвазированности рыб метацеркариями описторхид в различных водных экосистемах позволил выявить значительные межвидовые и межпопуляционные различия. Наибольшая зараженность метацеркариями описторхид отмечена у язя: *O. felineus* регистрировался у 72.6% особей в Бердском заливе и у 65.6% – в р. Обь, *M. bilis* – у 53.7% в притоках Оби, а *M. xanthosomus* – с близкими значениями в Оби (21.9%) и ее притоках (20.4%). Полученные данные согласуются с исследованиями А. С. Маюровой и М. А. Кустиковой (Maiurova, Kustikova, 2019), согласно которым инвазированность язей, мигрирующих из нижнего течения Оби, достигала 42.9% у сеголеток и 100% у особей в возрасте 6 – 8 лет в районе Сургута.

Наименьшие показатели зараженности зафиксированы у леща: *O. felineus* – 16.7 в Оби, 9.4 в Бердском заливе и 2.7% в притоках; *M. xanthosomus* – 5.6 и 8.1% в Оби и ее притоках соответственно; *M. bilis* – 2.7% в притоках. Следует отметить, что в Оби исследовались крупные промысловые особи, тогда как в Бердском заливе и притоках – мелкие туводные формы.

У ельца и плотвы, отловленных в притоках Оби и Бердском заливе, преобладала инвазия *O. felineus* (ельца – 28.0 и 45.2%, плотвы – 34.3 и 11.4% соответственно), тогда как зараженность метацеркариями *M. bilis* и *M. xanthosomus* была на порядок ниже. Высокие значения ЭИ отмечены у верховки: в Бердском заливе зараженность *O. felineus* составила 57.1%, в притоках – 7.7%; *M. bilis* – 100% в притоках (максимальный показатель) и 14.3% в Бердском заливе; *M. xanthosomus* – 28.6% в Бердском заливе. Наибольшие значения ЭИ верховки и язя метацеркариями *M. bilis* обусловлена преимущественным выловом их в реке Ельцовка, где доминируют моллюски *Bithynia tentaculata* (Linnaeus, 1758) – первый промежуточный хозяин данной трематоды (Serbina, Bonina, 2011; Bonina et al., 2023). Сопоставимые данные по зараженности плотвы *O. felineus* (ЭИ 8.3 – 31%) были получены в водоемах Тюмени (Vepreva, Fattakhov, 2008), однако инвазия верховки в этом регионе отмечалась лишь в единичных случаях (ЭИ 2%).

Сравнение инвазированности рыб, обитающих в обследованных водоемах, метацеркариями сем. Opisthorchiidae с привлечением статистического непараметрического критерия Манна – Уитни показало значимые различия зараженности ими рыб р. Обь и Бердского залива ($U = 0.00$, $p = 0.001$), а также в р. Обь и ее притоках ($U = 2.00$, $p = 0.002$). Статистический анализ сравнения зараженности рыб двух водоемов показал достоверные различия между всеми обследованными локалитетами в отношении *O. felineus*, а также между р. Обь и Бердским заливом относительно *M. xanthosomus* ($U = 16.00$, $p = 0.005$). В остальных случаях различия в зараженности рыбы, обитающей в разных водоемах, метацеркариями описторхид статистически незначимы.

Анализ видового разнообразия метацеркарий описторхид с использованием биологических индексов Шеннона (H) и Симпсона (D) свидетельствует об упрощенной структуре сообществ описторхид в каждом водоеме (H от 0.32 до 1.01) (табл. 4). Максимальная сложность организации гемипопуляций описторхид зарегистрирована в притоках Оби ($H = 1.01$), тогда как в Бердском заливе этот показатель был ниже ($H = 0.51$). Наименьшие значения индекса Шеннона ($H = 0.32$), отмеченные в русле Оби, отражают наиболее упрощенную структуру сообщества.

Таблица 4. Характеристика видового разнообразия метацеркарий описторхид у разных видов рыб

Table 4. Characteristics of the species diversity of opisthorchid metacercariae in different fish species

| Индекс / Index | Верховка / <i>L. delineatus</i> | Елец / <i>L. leuciscus</i> | Лещ / <i>A. brama</i> | Пескарь / <i>G. gobio</i> | Плотва / <i>R. rutilus</i> | Язь / <i>L. idus</i> | Всего / Total |
|--|------------------------------------|-------------------------------|--------------------------|------------------------------|-------------------------------|-------------------------|------------------|
| Притоки р. Обь / Tributaries of the Ob River | | | | | | | |
| Шеннона / Shannon index | 0.15 | 0.13 | 0.11 | 0 | 0.92 | 0.77 | 1.01 |
| Пилоу / Pilou index | 0.22 | 0.19 | 0.10 | 0 | 0.84 | 0.70 | 0.92 |
| Симпсона / Simpson index | 0.93 | 0.95 | 0.96 | 1 | 0.41 | 0.56 | 0.39 |
| Бергера – Паркера / Berger–Parker index | 0.96 | 0.97 | 0.98 | 1 | 0.55 | 0.72 | 0.52 |
| Река Обь / Ob River | | | | | | | |
| Шеннона / Shannon index | – | – | 0.03 | – | – | 0.32 | 0.32 |
| Пилоу / Pilou index | – | – | 0.04 | – | – | 0.29 | 0.29 |
| Симпсона / Simpson index | – | – | 0.99 | – | – | 0.85 | 0.85 |
| Бергера – Паркера / Berger–Parker index | – | – | 0.99 | – | – | 0.92 | 0.92 |
| Бердский залив / Berdsky Bay | | | | | | | |
| Шеннона / Shannon index | 0.96 | 0.21 | 0 | – | 0.24 | 0.67 | 0.51 |
| Пилоу / Pilou index | 0.87 | 0.19 | 0 | – | 0.22 | 0.61 | 0.46 |
| Симпсона / Simpson index | 0.40 | 0.91 | 1 | – | 0.89 | 0.56 | 0.71 |
| Бергера – Паркера / Berger–Parker index | 0.44 | 0.95 | 1 | – | 0.95 | 0.69 | 0.82 |

В разных локалитетах степень доминирования отдельных видов метацеркарий имеет существенные отличия. Самые высокие величины индексов доминирования (D) характерны для магистрального русла Оби и Бердского залива, что свидетельствует об обилии одного вида описторхид – *O. felineus* (согласно паразитологическим показателям).

В притоках р. Обь, где отсутствует выраженное доминирование отдельных видов (индекс Симпсона $D = 0.39$), сообщества метацеркарий описторхид характеризуются более высоким уровнем биоразнообразия (индекс Шеннона $H = 1.01$) по сравнению с Бердским заливом и основным руслом Оби, где значения данного индекса составляют 0.51 и 0.32 соответственно.

Наибольшие показатели видового богатства зарегистрированы у плотвы и язя ($H = 0.92$ и 0.77), тогда как у верховки, ельца и леща наблюдается выраженное доминирование отдельных видов описторхид на фоне сниженного разнообразия ($H = 0.1 - 0.15$).

Повышенные значения индекса Шеннона в притоках Оби указывают на благоприятные и разнообразные условия среды для реализации жизненного цикла различных видов описторхид. Данные водоемы отличаются замедленным гидродинамическим режимом, наличием литоральных зон с хорошо прогреваемыми мелководьями, а также развитой макрофитной растительностью, что создает оптимальные условия для обитания промежуточных хозяев – пресноводных моллюсков.

Невысокие значения частоты встречаемости и обилия описторхид, зарегистрированные у большинства видов туводных рыб малых рек Оби, а также ранние наши исследования (Serbina, Bonina, 2011) подтверждают наличие местных локальных очагов описторхозов низкой напряженности.

В Бердском заливе у 3 из 5 видов рыб туводных размеров – ельца, леща и язя структура гемипопуляций описторхид не имеет существенных отличий от таковой у рыбы, отловленной в притоках Оби (значения индексов Шеннона, Пилоу и Симпсона сходны). Напротив, у верховки и плотвы выявлены существенные различия в показателях видового разнообразия (H) и доминирования (D) между особями из разных водоемов. У верховки Бердского залива, при отсутствии выраженного доминирования отдельных видов трематод ($D = 0,4$), разнообразие метациркарий ($H = 0,96$) в шесть раз превышает аналогичный показатель у особей из малых рек ($H = 0,15$). У плотвы индекс Шеннона оказался в четыре раза ниже, а индекс Симпсона – в два раза выше по сравнению с особями, отловленными в притоках Оби (см. табл. 4).

В р. Обь зафиксировано минимальное разнообразие сообщества описторхид (индекс Шеннона $H = 0,32$), при выраженном доминировании одного вида ($D = 0,85$) – *O. felineus* (в соответствии со значениями паразитологических показателей) (см. табл. 3).

Условия в р. Обь менее благоприятны для функционирования локальных очагов описторхоза из-за высокой скорости течения, ограниченного количества мелководных участков и, как следствие, сниженной численности моллюсков – первых промежуточных хозяев паразита. В исследовании были обследованы только два вида рыб – язь и лещ, включая язевых промысловых размеров, мигрирующих из гиперэндемичных очагов средней и нижней Оби (Томская область, Ханты-Мансийский автономный округ). Эти рыбы концентрируются в нижнем бьефе плотины Новосибирского водохранилища, которая служит непреодолимым барьером для их дальнейшей миграции.

Циркуляция возбудителей описторхоза в урбанизированной зоне поддерживается высокой плотностью дефинитивных хозяев (людей и животных) и их значительной зараженностью (Bonina et al., 2023). Возможность заражения птиц трематодами *M. xanthosomus*, который определяет эпизоотический статус водоема, высока как для р. Обь, так и для ее притоков.

На урбанизированных территориях, к которым относится Новосибирск, антропогенные факторы оказывают значительное воздействие на экологические и паразитарные процессы. В данном случае ключевым фактором стало гидротехническое строительство, которое привело: а) к нарушению естественных гидрологических циклов (сезонных паводков и разливов), что изменило условия обитания

моллюсков семейства Bithyniidae – первых промежуточных хозяев описторхид как ниже плотины, так и в самом водохранилище; б) к блокированию миграционных путей язя – основного вида-хозяина *O. felineus*, что вызвало его скопление в черте города.

Ареал описторхид в пределах мегаполиса обширен, но неоднороден: отдельные очаги приурочены к руслу Оби, ее мелководным притокам и Бердскому заливу. В каждом из исследованных водоемов, различающихся экологическими условиями, обнаружены метацеркарии изученных видов описторхид, однако выявлены значительные различия в их распространении и зараженности рыб-хозяев.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Вариабельность паразитологических показателей (ЭИ, ИИ, ИО) зараженности отдельных видов рыб метацеркариями *O. felineus*, *M. bilis* и *M. xanthosomus* обусловлена комплексом абиотических и биотических факторов, характеризующих конкретные водоемы, в том числе гостальной специфичностью метацеркарий, а также видовыми предпочтениями в характере питания и пространственного размещения.

Оценка разнообразия личиночных форм описторхид с использованием биологических индексов свидетельствует об упрощенной структуре сообществ описторхид в обследованных водоемах Новосибирска – р. Обь, ее притоках и Бердском заливе. Сообщество трематод сем. Opisthorchiidae, представленное гемипопуляцией метацеркарий, идентично по составу и включает 3 вида – *O. felineus*, *M. bilis*, *M. xanthosomus*, но их численность и частота встречаемости у различных карповых рыб чрезвычайно изменчивы и определяются местными экологическими особенностями. Зараженность рыбы различными видами описторхид в водоемах города характеризует степень их насыщенности инвазией и является маркером эпизоотической и эпидемической опасности водных локалитетов мегаполиса.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

Bonina O. M., Fedorov K. P., Rostovtsev A. A. Opisthorchid infection rate of cyprinid fish in the Novosibirsk water reservoir. *Siberian Bulletin of Agricultural Science*, 2009, no. 9, pp. 55–59 (in Russian).

Bonina O. M., Efremova E. A., Udaltsov E. A., Zubareva I. M., Bortsova M. S. Opisthorchids in the Novosibirsk urbocosystem. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2023, no. 3, pp. 274–289 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2023-3-274-289>

Fedorov K. P., Laskin B. F. *Avtomatizirovannye metody obrabotki gel'mintologicheskikh materialov* [Automated Methods of Processing Helminthological Materials]. Novosibirsk, Nauka, 1980. 75 p. (in Russian).

Ilyin V. S., Pai I. S., Osipov A. S. Muscular trematodes of carp fish in various water bodies of the Yamalo-Nenets and Khanty-Mansiysk districts. In: *Innovative Development of the Agricultural Sector in Northern Trans-Urals: Collection of materials from the regional scientific and practical conference of young scientists*. Tyumen, State Agrarian University of Northern Trans-Urals Publ., 2013, pp. 305–308 (in Russian).

Karpenko S. V., Chechulin A. I., Yurlova N. I., Serbina E. A., Vodyanitskaya S. N., Krivopalov A. V., Fedorov K. P. Characteristics of opisthorchosis nidus in the south of Western Siberia. *Siberian Journal of Ecology*, 2008, no. 5, pp. 675 – 680 (in Russian).

Kotelnikov G. A. *Gel'mintologicheskie issledovaniia zhivotnykh i okruzhaiushchei sredy: spravochnik* [Helminthological Studies of Animals and the Environment: Reference book]. Moscow, Kolos, 1983. 208 p. (in Russian).

Lebedev V. D., Spanovskaya V. D., Savvaitova K. A., Sokolov L. I., Tsepkin E. A. *Ryby SSSR* [Fishes of the USSR]. Moscow, Mysl, 1969. 447 p. (in Russian).

Liberman E. L., Voropaeva E. L. New data on parasitofauna of bream *Abramis brama* (Linnaeus, 1758) of the Lower Irtysh (acquired part of the range). *Russian Journal of Biological Invasions*, 2018, no. 2, pp. 35 – 41 (in Russian).

Maiurova A. S., Kustikova M. A. Estimation of infection with metacercariae of opisthorchid fishes of the Cyprinidae family in the Khanty-Mansi Autonomous Okrug–Yugra. *Russian Journal of Parasitology*, 2019, vol. 13, no. 4, pp. 56–66 (in Russian). <https://doi.org/10.31016/1998-8435-2019-13-4-56-66>

Opredelitel' parazitov presnovodnykh ryb fauny SSSR. T. 3. Paraziticheskie mnogokletochnye. Pod red. O. N. Bauera [Bauer O. N., ed. Determinator of Parasites of Freshwater Fishes of the Fauna of the USSR. Vol. 3. Parasitic Multicellular Parasites]. Leningrad, Nauka, 1987. 584 p. (in Russian).

Osipov A. S., Abramov A. S. Metacercariae opisthorchids in commercial carp fish from the Lower and Middle Ob. *Theory and Practice of Parasitic Disease Control*, 2019, vol. 20, pp. 438–446 (in Russian).

Osipov A. S., Smolin V. V., Smolina N. V. Parasitic danger of Lower and Middle Ob carp fish as objects of fishing in 2016. *Science and Education: New Time*, 2018, no. 2, pp. 18–25 (in Russian).

Pelgunov A. N. Problems of opisthorchosis and diphyllbothriosis in the lower reach of the Irtysh river. *Russian Journal of Parasitology*, 2012, no. 3, pp. 68–73 (in Russian).

Serbina E. A., Bonina O. M. Revealing of the local centers of opisthorchidosis in flood-lands of river Ob and in Novosibirsk man-made lake. The message 2. Prosobranchia molluscs' number and its infection by paratenites of trematoda. *Russian Journal of Parasitology*, 2011, no. 4, pp. 55–59 (in Russian).

Simakova A. V., Babkina I. B., Khodkevich N. E., Babkin A. M., Interesova E. A. The infection of the trematodes *Opisthorchis felinus* Rivolta, 1884 in alien species of fish family Cyprinidae in the Middle Ob River basin. *Russian Journal of Biological Invasions*, 2019, no. 1, pp. 90 – 94 (in Russian)

Vepreva V. V., Fattakhov B. G. Appraisal of cyprinid fish infection with metacercarias of trematoda of Opisthorchidae family in ponds of Tyumen city. *Vestnik Orenburgskogo gosudarstvennogo universiteta*, 2008, no. 4 (85), pp. 137–141 (in Russian).

Diversity and distribution of opisthorchid metacercariae in fishes in water bodies of urbanized territories

O. M. Bonina ^{1✉}, E. A. Efremova ^{1,3}, E. A. Udaltsov ², E. R. Samokhina ³

¹ Siberian Federal Research Center for Agrobiotechnologies of the Russian Academy of Sciences
2b Tsentral'naya St., Krasnoobsk, Novosibirsk region 630501, Russia

² Novosibirsk State Technical University
20 Marx Avenue, Novosibirsk 630073, Russia

³ Novosibirsk State Agrarian University
160 Dobrolyubova St., Novosibirsk 630039, Russia

Received: August 23, 2024 / revised: May 22, 2025 / accepted: June 10, 2025 / published: December 17, 2025

Abstract: The article presents the characteristics of the biodiversity of opisthorchids and the infestation of additional hosts in various aquatic ecosystems in a metropolitan area (Novosibirsk city). The objectives of the study included determining the species composition of opisthorchids metacercariae, analyzing their occurrence and abundance in fish in each of the three groups water bodies, namely: the Ob River, its tributaries and Berdsk Bay, located within the boundaries of Novosibirsk city and differing in a set of abiotic and biotic characteristics. The composition of the metacercariae hemipopulation in the surveyed water bodies was identical, being represented by three species, namely, *O. felineus* (Rivolta, 1884), *M. bilis* (Braun, 1890), and *M. xanthosomus* (Creplin, 1846). However, the infestation of an additional host by opisthorchids larvae of individual species in different water localities was variable and was determined by local environmental features. The most common opisthorchids species in fish caught in the Ob River and Berdsk Bay is *O. felineus*, the subdominant ones are *M. bilis* and *M. xanthosomus*, respectively. In the Berdsk Bay small local fish (ide, gudgeon, and dace) were most frequently and intensively infected with *O. felineus* and *M. bilis*, while in the Ob River, *O. felineus* and *M. xanthosomus* metacercariae were more often recorded in ide. In the additional host inhabiting the Ob tributaries, unlike other water bodies, *M. bilis* and *O. felineus* were dominant, with *M. bilis* metacercariae more often detected in small local fish: gudgeon and ide, and *O. felineus* in roach ($EI = 34.3\%$). Our analysis of the diversity of opisthorchid metacercariae representatives using biological indices indicates a simplified structure of opisthorchid communities in each water body. The most complex structure of the opisthorchid hemipopulation was found in the Ob tributaries ($H = 1.01$), then in the Berdsk Bay ($H = 0.51$) and in the Ob River ($H = 0.32$). The highest values of dominance indices (D) are characteristic of the main channel of the Ob and the Berdsk Bay, which indicates the abundance of one species of opisthorchid, namely, *O. felineus*. Low values of the Simpson index in the Ob tributaries indicate the uniformity of the abundance of metacercariae and the absence of obvious dominance of any species.

Keywords: opisthorchid community, metacercariae, urban ecosystem, aquatic localities, Novosibirsk city

Ethics approval and consent to participate: Animal protocols were approved by the Bioethics Committee of the Novosibirsk State Agrarian University (protocol No. 6 dated December 28, 2023).

Competing interests: The authors have declared that no competing interests exist.

For citation: Bonina O. M., Efremova E. A., Udaltsov E. A., Samokhina E. R. Diversity and distribution of opisthorchid metacercariae in fishes in water bodies of urbanized territories. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2025, no. 4, pp. 412–424 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2025-4-412-424>

✉ *Corresponding author:* Laboratory for Optimization of Anti-epizootic Systems, Siberian Federal Research Center for Agrobiotechnologies of the Russian Academy of Sciences, Russia.

ORCID and e-mail addresses: Olga M. Bonina: <https://orcid.org/0000-0001-9480-1797>, olga-bonina@mail.ru; Elena A. Efremova: <https://orcid.org/0000-0002-4062-3822>, alfa_parazit@mail.ru; Evgeny A. Udaltsov: <https://orcid.org/0000-0002-2005-6285>, ugodnic@gmail.com; Ekaterina R. Samokhina: <https://orcid.org/0009-0003-2444-9400>, samokhina9050@mail.ru.

Оригинальная статья

УДК 636.018

<https://doi.org/10.35885/1684-7318-2025-4-425-436>

СУТОЧНАЯ АКТИВНОСТЬ И ТЕМПЕРАТУРА ТЕЛА СОБОЛЯ (*MARTES ZIBELLINA* LINNAEUS, 1758) (MUSTELIDAE, MAMMALIA) В УСЛОВИЯХ КЛЕТОЧНОГО СОДЕРЖАНИЯ В ЯКУТИИ

Е. С. Захаров ^{1✉}, М. А. Семёнова ¹, Н. Н. Захарова ¹, А. И. Ануфриев ²

¹ Северо-Восточный федеральный университет им. М. К. Аммосова
Россия, 677000, г. Якутск, ул. Белинского, д. 58

² Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН
Россия, 677007, г. Якутск, просп. Ленина, д. 41

Поступила в редакцию 21.01.2025 г., после доработки 01.09.2025 г., принята 02.09.2025 г., опубликована 17.12.2025 г.

Аннотация. Изложены результаты наблюдений за поведением фермерских соболей на зверо-ферме, расположенной в 100 км южнее г. Якутска. Поведение анализировалось на видеозаписях, полученных при помощи уличных видеокамер, круглосуточно в течение года. Наблюдения показали существенную корреляционную связь времени использования утепленного убежища с максимальной ($r = 0.68$, $\alpha \leq 0.01$) и минимальной ($r = 0.66$, $\alpha \leq 0.01$) температурами воздуха. Наиболее длительное пребывание вне домика наблюдалось в весенне-летний период. С переходом дневных температур выше нулевой отметки в апреле соболи практически переставали пользоваться утепленными домиками. В наиболее жаркие дни летнего периода использование домиков вновь возрастало. В дневное время активность практически отсутствовала. Наиболее длительное пребывание соболей в утепленных убежищах было в декабре (в среднем 16 – 17 ч) и январе – феврале (в среднем около 18 ч). В январе – феврале активность преобладала в вечернее время (19.9 и 27.9% соответственно). С марта по август наибольшая активность была приурочена к ночному периоду (29.8 – 44.9% от общего времени периода). В сентябре – декабре активизация соболей отмечалась в утренний период с 6 до 12 ч (43.3 – 58.4%). Ночью соболя были активны в среднем 27.6±4.0% от общего времени периода. В утреннее время этот показатель составлял 28.3±5.4%. Днем отмечена наименьшая активность – 19.4±4.8%. В вечернее время активность зверьков возрастала до 24.6±2.8%. Годовая динамика температуры тела исследованного фермерского соболя коррелирует с температурой среды ($r = 0.41$, $\alpha \leq 0.050$). Наиболее низкие среднесуточные температуры тела отмечены в январе (+36.8±0.03°C; $n = 744$; limit от +33.9°C до +38.53°C) наиболее высокие в июле (+37.2±0.02°C; $n = 744$; limit от +34.9°C до +38.8°C). Сравнение показателей, обеспечивающих холодоустойчивость у клеточных зверьков и соболей из природных популяций, показало практически идентичные результаты.

Ключевые слова: соболь, соболеводство, Якутия, суточная активность, поведение, температура тела

✉ Для корреспонденции. Эколого-географическое отделение Института естественных наук Северо-Восточного федерального университета им. М. К. Аммосова.

ORCID и e-mail адреса: Захаров Евгений Сергеевич: <https://orcid.org/0000-0003-4982-0301>, zevsable@gmail.com; Семёнова Марианна Андреевна: <https://orcid.org/0009-0005-4104-6974>, smarianna1627@gmail.com; Захарова Надежда Николаевна: <https://orcid.org/0000-0001-8814-9624>, zikbrazz92@mail.ru; Ануфриев Андрей Иванович: <https://orcid.org/0000-0003-1246-3275>, anufry@ibpc.ysn.ru.

Финансирование. Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского научного фонда (№ 23-26-00072, <https://rscf.ru/project/23-26-00072/>).

Соблюдение этических норм. Протоколы с использованием животных были одобрены локальным комитетом по биомедицинской этике ФГАОУ ВО Северо-Восточного федерального университета им. М. К. Аммосова (протокол № 37 от 07.12.2022 г.).

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Для цитирования. Захаров Е. С., Семёнова М. А., Захарова Н. Н., Ануфриев А. И. Суточная активность и температура тела соболя (*Martes zibellina* Linnaeus, 1758) (Mustelidae, Mammalia) в условиях клеточного содержания в Якутии // Поволжский экологический журнал. 2025. № 4. С. 425 – 436. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2025-4-425-436>

ВВЕДЕНИЕ

В Якутии распространены две формы соболя (*M. zibellina*) – дикая, обитающая в природе, и domesticiрованная, содержащаяся на зверофермах. Природные популяции вида имеют сложную историю, связанную с периодами истребительной охоты, естественного и искусственного восстановления. Сохранившиеся нативные популяции населяют северо-запад Якутии, на остальной части региона популяции вида сформированы при активной реинтродукции. Всего в республике было искусственно расселено около 5 тыс. соболей (1948 – 1961 гг.) (Tavrovskiy et al., 1971). В современный период соболь населяет всю таёжную зону Якутии, встречается в тундре (Kashtanov et al., 2022).

Доместичированная форма появилась в Якутии в 2000-х гг. Завоз фермерских соболей из европейской части России и юга Сибири в значительно более суровые климатические условия, после длительной направленной селекции на затемнение окраса мехового покрова, можно рассматривать как процесс интродукции.

Соболеводство является одной из передовых отраслей пушного звероводства в стране. В настоящее время основное внимание уделяется генетическим основам воспроизводственных показателей и окраски мехового покрова (Svisheva, Kashtanov, 2010; Andrianov et al., 2012; Beketov et al., 2012; Nyuhhalov et al., 2012; Kashtanov et al., 2014; Manakhov et al., 2021; Balakirev et al., 2023). Этолого-экологические особенности соболей при искусственном разведении освещены в научной литературе значительно меньше, и это обуславливает дефицит научных данных, необходимых для успешного развития отрасли. В статье приведены результаты наблюдений за поведением соболей в условиях неволи, рассмотрена суточная активность зверьков в зависимости от окружающих температур среды. Проведено изучение температуры тела соболя, в течение годового жизненного цикла, в диапазоне естественного температурного фона Центральной Якутии.

Цель работы: выявить сходство и различия теплообмена у соболей коренных местообитаний и зверьков, находящихся на начальной стадии привыкания к условиям холодного климата Центральной Якутии.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Данные получены в 2023 – 2024 гг. на ООО «Покровская звероферма», в 100 км южнее г. Якутска. Наблюдения велись одновременно за 4 соболями, круглогодично находившихся в условиях клеточного содержания. Для наблюдений за поведением животных использовали IP видеокамер HI-IP400F20 (HIVIDEO, Китай) 5 мрх 2.8 мм. Видео сохранялось на жестких дисках ёмкостью 2 – 4 ТБ и в дальнейшем анализировалось. Для анализа видеозаписей использовалось оборудование, аналогичное установленному на звероферме. Всего просмотрено около 8.8 тыс. ч видеоматериалов по каждому из наблюдаемых соболей. При анализе видеозаписи выделялись следующие виды поведения, время которых фиксировалось в специально составленной таблице: нахождение в утеплённом домике (более 1 мин); нахождение в вольере в активном состоянии (движение, питание); нахождение в вольере в пассивном состоянии (сон, отдых).

Отрезки времени с выделенными видами поведения за каждые исследованные сутки суммировались и рассчитывалась продолжительность активного состояния и отдыха.

Суточная активность определялась в ночное (00:00 – 06:00 ч), утреннее (06:00 – 12:00 ч), дневное (12:00 – 18:00 ч) и вечернее время (18:00 – 24:00 ч). Для каждого периода времени суток рассчитывалось суммарное время в активном состоянии за месяц в процентах. Для наблюдения за температурой тела одного из экспериментальных животных выполнено хирургическое вживление прибора длительной регистрации температуры тела (терморегистратор TRKO-5L TR-5L); подробное описание приборов на сайте компании «Гигрометр» (<https://gigrotermom.ru>). Вживление проводили по методике, описанной ранее (Ануфриев, 2013). Регистрация температуры тела проводилась с частотой 1 раз в 9 мин. Через год прибор был извлечен, проанализировано около 63.2 тыс. измерений температуры тела.

Статистическая обработка первичных данных включала расчет средних (M), стандартного отклонения (SD) и размаха варьирования ($min - max$); нормальность распределения определяли по критерию Колмогорова – Смирнова, а равенство дисперсий – по F -критерию Фишера. Зависимость активности зверьков от температуры окружающей среды анализировали с помощью аппроксимации нелинейной степенной функцией, качество которой оценивали с помощью коэффициента корреляции (r). Корреляция считалась достоверной при $p \leq 0.05$.

Статистическую обработку выборочных параметров проводили с использованием пакета программ MS Excel (Microsoft Corp., USA).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В Якутии соболеводство начало развиваться в 2000-х гг., когда спрос на мех длинноволосяных лисицы и песца начал падать. Маточное поголовье соболей было завезено в 2004 – 2020 гг. из ОАО «Пушкинский зверосовхоз» (Московская область), зверохозяйства ЗАО «Большереченское» (Иркутская область), звероплемзавода ООО «ЗПЗ Савватьево» (Тверская область), зверосовхозов ЗАО «Бирюли» и ЗАО «Матюшино» (Республика Татарстан), где климат значительно мягче (Zakharov et al., 2024). Якутия характеризуется крайне сложными для жизни живот-

ных климатическими условиями – продолжительный морозный период, с температурами среды, опускающимися ниже -60°C , коротким, жарким и засушливым безморозным периодом (Gavrilova, 1973). В природных популяциях Якутии соболи зимой регулярно используют утеплённые убежища, так как общий уровень развития физической и химической терморегуляции не позволяет зверькам длительное время находиться без энергичных передвижений (Revin et al., 1988). Поэтому важную роль в выживании зверьков играет их поведение, обустройство и использование естественных убежищ, снижающих их общие теплопотери.

Наблюдения за поведением соболей в ООО «Покровская звероферма» показали существенную корреляционную связь между использованием соболями домика и изменениями суточной температуры воздуха (максимальной $r = 0.68$, $\alpha \leq 0.01$ и минимальной $r = 0.66$; $\alpha \leq 0.01$ соответственно). Наиболее длительное пребывание вне домика наблюдалось в апреле – августе, когда средняя минимальная температура среды составляла около $+5.4 \pm 0.9^{\circ}\text{C}$ (lim: от -11°C до $+17^{\circ}\text{C}$), максимальная температура $+20.3 \pm 1.2^{\circ}\text{C}$ (lim: от $+1^{\circ}\text{C}$ до $+34^{\circ}\text{C}$) (рис. 1, 2).

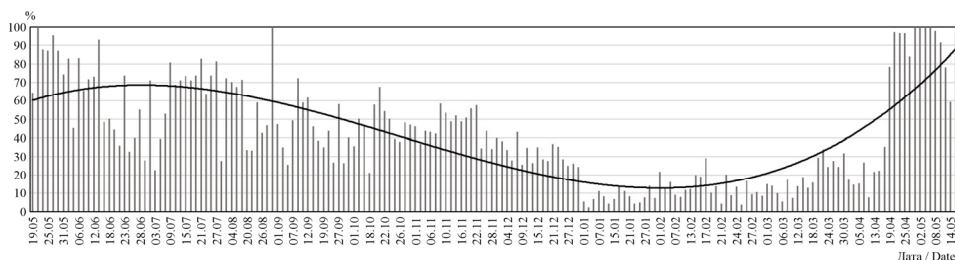


Рис. 1. Время нахождения соболей в выгуле (вне утеплённого домика) в 2023 – 2024 гг. в ООО «Покровская звероферма» (г. Покровск)

Fig. 1. Time spent by sables in the range (outside the insulated house) at Pokrovskaya Animal Farm LLC (Pokrovsk) in 2023–2024

С переходом дневных температур выше нулевой отметки в апреле, зверьки практически переставали пользоваться утеплёнными домиками. Вместе с тем, в наиболее жаркие дни летнего периода (конец июня – начало июля), когда температура достигала $+34^{\circ}\text{C}$, вновь возрастала доля времени использования домиков.



Рис. 2. Минимальная (1) и максимальная (2) суточная температура в 2023 – 2024 гг. в г. Покровск (<https://pokrovsk.nuipogoda.ru/>)

Fig. 2. Minimum (1) and maximum (2) daily temperature in Pokrovsk town in 2023–2024 (<https://pokrovsk.nuipogoda.ru/>)

СУТОЧНАЯ АКТИВНОСТЬ И ТЕМПЕРАТУРА ТЕЛА СОБОЛЯ

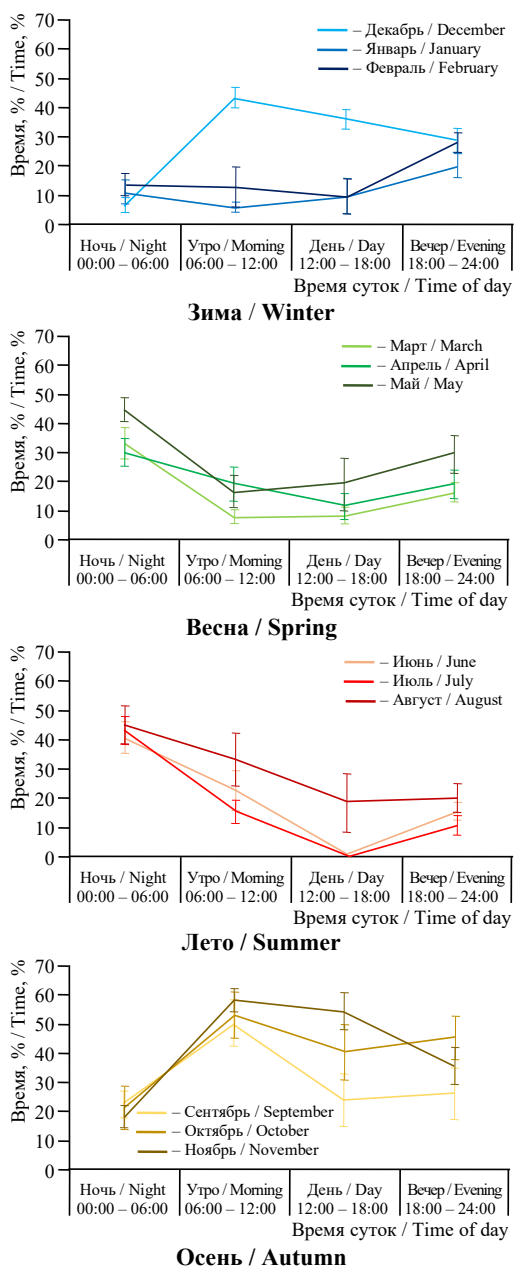


Рис. 3. Активность фермерских соболей по сезонам года

Fig. 3. Activity of farm sables by seasons

Наиболее продолжительное время пребывания соболя в утеплённом убежище отмечено в наиболее холодные месяцы года – в декабре (в среднем 16 – 17 ч) и в январе – марте (в среднем 18 ч).

Наблюдения показали некоторые различия ритма активности в зависимости от времени года (рис. 3). В январе – феврале активность преобладала в вечернее время (19.9 и 27.9% соответственно). С марта по август наибольшая активность была приурочена к ночному периоду (29.8 – 44.9% от общего времени периода). В сентябре – декабре картина активности несколько менялась, смещалась на утренний период с 6 до 12 ч (43.3 – 58.4%). В целом, за год наблюдений ритм активности был сравнительно выравненным. Ночью соболи были активны в среднем $27.6 \pm 4.0\%$ от времени периода, утром этот показатель составлял $28.3 \pm 5.4\%$, днем – $19.4 \pm 4.8\%$, в вечернее время – $24.6 \pm 2.8\%$.

Динамика температуры «оболочки» тела у соболя в течение года имела характерные особенности. В первой половине года происходил постепенный рост среднесуточной температуры тела, с июля началось её постепенное снижение (рис. 4). Годовая динамика температуры тела исследованного фермерского соболя коррелировала с температурой среды ($r = 0.42$; $\alpha \leq 0.050$). Наиболее низкие среднесуточные температуры тела отмечены в январе ($+36.8 \pm 0.03^\circ\text{C}$; $n = 744$; limit от $+33.9^\circ\text{C}$ до $+38.5^\circ\text{C}$), наиболее высокие – в июле ($+37.2 \pm 0.02^\circ\text{C}$; $n = 744$; limit от $+34.9^\circ\text{C}$ до $+38.8^\circ\text{C}$).

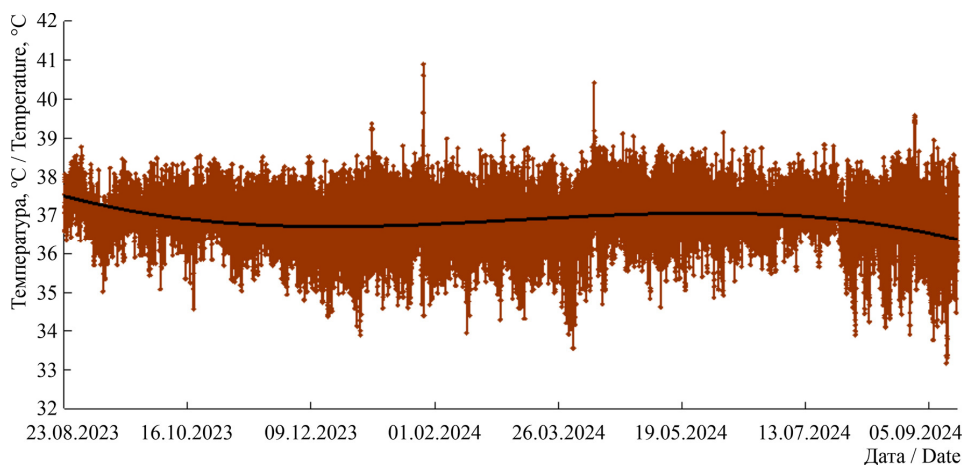


Рис. 4. Динамика температуры тела соболя в течение года
Fig. 4. Dynamics of sable body temperature throughout the year

Самые низкие и самые высокие температуры тела у соболя отмечены в зимний период. Наиболее низкая температура тела у соболя по абсолютному значению отмечена в марте 33.6°C , в декабре и январе наиболее низкая температура тела была $+33.9^{\circ}\text{C}$. Самая высокая температура тела отмечена также зимой: в январе $+40.9^{\circ}\text{C}$; в марте $+40.4^{\circ}\text{C}$.

В зимнее время суточные колебания температуры тела у соболя значительно выше, чем в безморозный период. Большую часть суток в июле среднесуточная температура тела у соболя изменяется незначительно, в пределах 1.5°C , в январе более 3°C (рис. 5). Но в целом усредненная температура у соболя в январе на 0.4°C ниже, чем в июле, а по абсолютной величине суточный диапазон изменений температуры тела в период холодов может составлять более 8°C , в безморозный период значительно меньше (см. рис. 4, 5).

В природных популяциях соболя в Якутии, по данным Ю. В. Ревина с соавторами (Revin et al., 1988), ритм активности зверьков в зимний период круглосуточный – часть активна в свет-

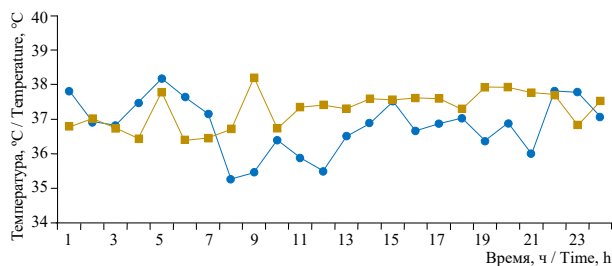


Рис. 5. Динамика температуры тела соболя в течение суток: ● – 1 января; ■ – 1 июля

Fig. 5. Dynamics of sable body temperature during the day: ● – January 1; ■ – July 1

лое время суток, часть в темное. По данным О. К. Гусева (Gusev, 1966), наибольшая активность зверьков природных популяций приходится на вечерние и утренние сумерки. По наблюдениям С. В. Зимина (Zimin, 2020), на Урале соболик активен в основном с 22:00 до 02:00 (50%). По данным Н. А. Лукашева

(Lukashev, 1976), активен соболь в дневное время – с 10 до 18 ч, с пиком активности в 14 – 18 ч. При хорошей обеспеченности пищей соболи могут подолгу не выходить из убежища. В Якутии известны случаи, когда соболь не выходил из убежища 8 дней (Revin et al., 1988).

Наблюдения за фермерскими соболями выявило тесную связь между поведением зверьков и температурой окружающей среды. Понижение температуры воздуха приводило к увеличению периодов пребывания в утеплённом домике, особенно во второй половине зимы. В наиболее холодные месяцы активность соболей снижалась в два – четыре раза по сравнению с летне-осенним периодом. В сентябре – декабре основная активность приходилась на утренний и дневной периоды. В январе – феврале активность повышалась в вечерний период. В весенне-летний период наибольшая активность приходилась на ночь. Летом, по мере увеличения дневного зноя, активность зверьков снижалась.

В условиях Якутии для нормальной жизнедеятельности зверьков огромное значение имеет утеплённое убежище. Особенно важна его роль для благополучного преодоления животными экстремально низких зимних и высоких летних температур. В природных популяциях вида утеплённые убежища позволяют в полной мере использовать скудные кормовые ресурсы территории, минимизируя энергозатраты в зимний период. В естественной среде зимние убежища соболей хорошо утеплены. Подстилка обычно состоит из сухой травы, сухих листьев, мха, хвойных иголок, иногда перьев птиц, пуха и останков шкурок других зверьков, масса её достигает в отдельных случаях 2.6 кг (Revin et al., 1988). Убежища, как правило, устраиваются в земле под снегом, что обеспечивает относительно меньшее выходное тепло по сравнению с дуплами деревьев, а также домиками, подвешенными на выгулах в зверофермах.

Большое значение для благополучного переживания соболями зимнего периода имеет их чистоплотность и умение обустроить гнездовую камеру из имеющегося сена и ветоши внутри домика. По нашим наблюдениям, большая часть взрослых соболей (60 – 70%) тщательно обустроивали и утепляли гнездо и содержали его в чистоте. Среди молодых особей этот показатель был значительно ниже (20 – 30%). Поэтому у части зверьков, в частности у молодых особей, замену подстилки производили значительно чаще, чем у взрослых зверьков.

Среднемесячная температура тела соболя начинает рост в период с самыми низкими температурами среды, в январе, а снижение температуры тела начинается в июле, в самый жаркий месяц года. Анализ годовой динамики температуры тела соболя показал, что сходным образом температура тела меняется у целого ряда аборигенных видов млекопитающих и птиц северо-востока Сибири. У четырех видов семейства псовых, у крупных копытных (северный олень, овцебык), у крупных зимующих птиц (тетерев, глухарь, ворон). Сходная динамика температуры тела также отмечена и у аборигенного соболя и светлого хорька, а также у одного из крупных представителей семейства куньиобразных – у росомахи (Anufriev, 2013, 2023). Вместе с тем температура тела у фермерского соболя по сравнению со зверьком, отловленным в естественной среде, имела ряд отличий. Прежде всего, у фермерского соболя годовой диапазон среднесуточной температуры составлял

0.4°C, у зверька из естественной среды 3.14°C (Anufriev, 2013). У фермерского соболя коэффициент корреляции среднемесячной температуры тела и температуры среды был равен – 0.42, а у соболя из естественной популяции 0.97. В целом годовой диапазон изменения температуры тела у фермерского зверька оказался меньше, чем у его «дикого» собрата.

Параллельно с представленными исследованиями нами проводилось изучение уровня метаболизма и температурной зависимости уровня метаболизма (по потреблению кислорода) (Zakharova et al., 2024). Потребление кислорода (ПК) в зоне оптимальных температур составляло в среднем 1.07 ± 0.11 мл/г/ч ($n = 6$), минимальное было равным 0.67 мл/г/ч, максимальное – 1.53 мл/г/ч. Максимальный уровень ПК при температурах среды -15 – -20°C составлял 1.34 ± 0.13 мл/г/ч ($n = 6$) (limit 0.99 – 1.78 мл/г/ч). Скорость роста потребления кислорода составляла в среднем 0.21 ± 0.05 мл/г/ч ($n = 6$) на 1°C и была близка с полученными ранее данными по терморегуляции соболя из природной популяции Якутии (Anufriev, Sedalishchev, 2017).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Соболь в природных популяциях Якутии характеризуется широким набором этолого-экологических адаптаций, направленных на смягчение негативного влияния суровых климатических условий региона. Полученные материалы по ряду показателей, обеспечивающих поддержание теплового баланса организма (поведение, температура тела, потребление кислорода) у фермерских соболей, выведенных в процессе длительной селекции на затемнение окраски, показывают высокое сходство с аналогичными показателями зверьков из природных популяций соболя Якутии. Вероятно, естественная холодоустойчивость и способность адаптироваться к изменяющимся условиям среды, способствовавшая успешной адаптации вида к условиям северной Азии, не утрачена у domesticированной формы. Результаты исследований показывают перспективность фермерского соболеводства в условиях Якутии и в других северных регионах страны.

Авторы признательны за помощь в сборе материала сотрудникам зверофермы ООО «Покровская звероферма» Максиму Эдуардовичу Васильеву, Марии Степановне Саввиной.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

Andrianov B. V., Sorokina S. Yu., Lazebny O. E., Goryacheva I. I., Gorelova T. V., Kashtanov S. N. Mitochondrial genome variation in domesticated sable (*Martes zibellina*). *Russian Journal of Genetics*, 2012, vol. 48, iss. 4, pp. 442–454. <https://doi.org/10.1134/S1022795412020032>

Anufriev A. I. *Ekologicheskie mekhanizmy temperaturnykh adaptatsii mlekopitayushchikh i zimuyushchikh ptits Yakutii* [Ecological Mechanisms of Temperature Adaptation of Mammals and Wintering Birds of Yakutia]. Novosibirsk, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences Publ., 2013. 220 p. (in Russian).

Anufriev A. I. *Ocherki ekologii i zimnei spyachki mlekopitayushchikh v usloviyakh kholoda* [Essays on the Ecology and Hibernation of Mammals in Cold Conditions]. Novosibirsk, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences Publ., 2023. 152 p. (in Russian).

Anufriev A. I., Sedalischev V. T. Sable ecology in the winter season. *Uspekhi sovremennoy nauki*, 2017, no. 11, pp.186–189 (in Russian).

Balakirev N. A., Orlova E. A., Shumilina N. N., Fedorova O. I., Larina E. E., Novikov M. V. On the mating of domesticated and wild sables (*Martes zibellina* Linnaeus, 1758) to generate genotypes with various fur coloring. *Agricultural Biology*, 2023, vol. 58, no. 4, pp. 726–744 (in Russian). <https://doi.org/10.15389/agrobiology.2023.4.726rus>

Beketov S. V., Kazakova T. I., Chernova I. E. Environmental conditions as a provocative background for reproduction indices in sables (*Martes zibellina*) differing in coat pigmentation heaviness. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*, 2012, vol. 16, no. 4/2, pp. 1013–1024 (in Russian).

Gavrilova M. K. *Klimat Tsentral'noi Yakutii* [The Climate of Central Yakutia]. Yakutsk, Yakutskoe knizhnoe izdatel'stvo, 1973. 118 p. (in Russian).

Gusev O. K. *Ekologiya i uchet sobolya* [Ecology and Accounting for Sable]. Moscow, Lennaya promyshlennost', 1966. 124 p. (in Russian).

Kashtanov S. N., Lazebny O. E., Njukhalov A. P., Chernova I. E., Svisheva G. P., Trape-zov O. V. Heaviness of hair pigmentation and reproductivity in sables (*Martes zibellina* L.). *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*, 2014, vol. 18, no. 2, pp. 245–257 (in Russian).

Kashtanov S. N., Zakharov E. S., Begletsov O. A., Svisheva G. R., Rychkov S. Yu., Filimonov P. A., Onokhov A. A., Levenkova E. S., Meschersky I. G., Rozhnov V. V. Expansion of the sable (*Martes zibellina* L.) from the north of the Central Siberian plateau into tundra ecosystems. *Russian Journal of Genetics*, 2022, vol. 58, iss. 8, pp. 955–966. <https://doi.org/10.1134/s1022795422080038>

Lukashev N. A. Materials on the daily activity of sable in northeastern Altai and Western Sayan. In: *Sbornik nauchno-tehnicheskoi informatsii Vsesoyuznogo nauchno-issledovatel'skogo instituta okhotnich'ego khozyaistva i zverovodstva* [Collection of Scientific and Technical Information from the All-Russian Research Institute of Hunting and Animal Husbandry]. Kirov, All-Russian Research Institute of Hunting and Animal Husbandry named after Professor B. M. Zhitkov Publ., 1976, iss. 53–55, pp. 18–23 (in Russian).

Manakhov A. D., Mintseva M. Yu., Andreeva T. V., Filimonov P. A., Onokhov A. A., Chernova I. E., Kashtanov S. N., Rogaev E. I. Genome analysis of sable fur color links lightened pigmentation phenotype to a frameshift variant in the tyrosinase-related protein 1 gene. *Genes*, 2021, vol. 12, iss. 2, article no. 157. <https://doi.org/10.3390/genes12020157>

Nyuhlov A. P., Svisheva G. R., Chernova I. E., Lazebny O. E., Kashtanov S. N. Selection on darker fur color in sable and its effect on reproduction. *Krolikovodstvo i Zverovodstvo*, 2012, no. 6, pp. 8–13 (in Russian).

Revin Yu. V., Safronov V. M., Volpert Ya. L., Popov A. L. *Ekologiya i dinamika chislennosti mlekopitayushchikh Predverkhoyan'ya* [Ecology and Dynamics of Mammal Populations in the Predverkhoyan Region]. Novosibirsk, Nauka, 1988. 200 p. (in Russian).

Svisheva G. R., Kashtanov S. N. Reproductive strategy of the sable (*Martes zibellina* Linnaeus 1758): Analysis of litter size inheritance in farm-bred populations. *The Herald of Vavilov Society for Geneticists and Breeding Scientists*, 2010, vol. 14, no. 3, pp. 444–450 (in Russian).

Tavrovskiy V. A., Egorov O. V., Krivosheev V. G., Popov M. V., Labutin Yu. V. *Mlekopitayushchie Yakutii* [Mammals of Yakutia]. Moscow, Nauka, 1971. 660 p. (in Russian).

Zakharov E. S., Savvina M. S., Vasiliev M. E., Koryakina L. P., Zakharova N. N. Sable breeding in Yakutia. *Krolikovodstvo i Zverovodstvo*, 2024, no. 6, pp. 4–10 (in Russian). https://doi.org/10.52178/00234885_2024_6_4

Zakharova N. N., Semenova M. A., Zakharov E. S., Anufriev A. I. Some ecological and physiological features of sable (*Martes zibellina*) in Yakutia. In: *Modern Achievements and Prob-*

Е. С. Захаров, М. А. Семёнова, Н. Н. Захарова, А. И. Ануфриев

lems of Animal Physiology and Feeding. Collection of Abstracts from the International Scientific Forum dedicated to the 120th anniversary of Academician A. D. Sineshchikov and the 100th anniversary of Professor V. A. Krokhina. Podolsk, Federal Research Center for Animal Husbandry named after Academy Member L. K. Ernst Publ., 2024, pp. 49–50 (in Russian).

Zimin S. V. Primary daily activity data brown bear, elk, wild reindeer, squirrels, sable and white hare obtained using photo traps in “Vishersky” Reserve for the period from 2016 to May 2020. *Bulletin of Perm State Humanitarian and Pedagogical University. Series 2. Physics, Mathematics, and Natural Sciences*, 2020, iss. 1, pp. 9 – 17 (in Russian).

**Daily activity and body temperature of the sable
(*Martes zibellina* Linnaeus, 1758) (Mustelidae, Mammalia)
in cage conditions in Yakutia**

E. S. Zakharov ^{1✉}, M. A. Semyonova ¹, N. N. Zakharova ¹, A. I. Anufriev ²

¹ M. K. Ammosov North-Eastern Federal University
58 Belinsky St., Yakutsk 677000, Russia

² Institute of Biological Problems of Cryolithozone Siberian Branch of RAS
47 Lenin Ave., Yakutsk 677007, Russia

Received: January 21, 2025 / revised: September 1, 2025 / accepted: September 2, 2025 / published: December 17, 2025

Abstract: The article presents the results of our observations of the behavior of farm sables on a fur farm located 100 km south of Yakutsk city. The behavior was analyzed on video recordings obtained with the help of outdoor video cameras, around the clock throughout the year. The observations showed a significant correlation between the time of use of the insulated shelter and the maximum ($r = 0.68$; $\alpha \leq 0.01$) and minimum ($r = 0.66$; $\alpha \leq 0.01$) air temperatures. The longest stay outside the house was observed in the spring and summer periods. With the transition of daytime temperatures above the zero mark in April, the sables practically ceased to be used by insulated houses. During the hottest days of the summer period, the use of cabins increased again. There was almost no activity during the whole day. The longest stay of sables in insulated shelters was in December (on average 16–17 hours) and January–February (on average about 18 hours). In January–February, their activity prevailed in the evening (19.9 and 27.9%, respectively). From March to August, the greatest activity was confined to the night period (29.8–44.9% of the total time of the period). In September–December, the sables' activation was observed in the morning period, from 6 to 12 AM (43.3–58.4%). At night, the sables were active on average $27.6 \pm 4.0\%$ of the total time of the period. In the morning, this indicator was $28.3 \pm 5.4\%$. The lowest activity was recorded in the afternoon – $19.4 \pm 4.8\%$. In the evening, the activity of the animals increased up to $24.6 \pm 2.8\%$. The annual dynamics of the body temperature of the studied farm sable correlates with the ambient temperature ($r = 0.41$; $\alpha \leq 0.050$). The lowest average daily body temperatures were recorded in January ($+36.8 \pm 0.03^\circ\text{C}$; $n = 744$; limit from $+33.9^\circ\text{C}$ to $+38.53^\circ\text{C}$), the highest – in July ($+37.2 \pm 0.02^\circ\text{C}$; $n = 744$; limit from $+34.9^\circ\text{C}$ to $+38.8^\circ\text{C}$). A comparison of the indicators providing cold tolerance in caged animals and sables from natural populations showed almost identical results.

Keywords: sable, sable breeding, Yakutia, daily activity, behavior, body temperature

Funding: This work was financially supported by the Russian Science Foundation (project No. 23-26-00072, <https://rscf.ru/project/23-26-00072/>).

Ethics approval and consent to participate: Animal protocols were approved by the Local Committee on Bio-medical Ethics of the M. K. Ammosov North-Eastern Federal University (protocol No. 37 dated December 7, 2022).

✉ *Corresponding author:* Ecological and Geographical Department of the Institute of Natural Sciences of the M. K. Ammosov North-Eastern Federal University, Russia.

ORCID and e-mail addresses: Evgeny S. Zakharov: <https://orcid.org/0000-0003-4982-0301>, zevsable@gmail.com; Marianna A. Semenova: <https://orcid.org/0009-0005-4104-6974>, smarianna1627@gmail.com; Nadezhda N. Zakharova: <https://orcid.org/0000-0001-8814-9624>, zikbrazz92@mail.ru; Andrey I. Anufriev: <https://orcid.org/0000-0003-1246-3275>, anufry@ibpc.ysn.ru.

Е. С. Захаров, М. А. Семёнова, Н. Н. Захарова, А. И. Ануфриев

Competing interests: The authors have declared that no competing interests exist.

For citation: Zakharov E. S., Semyonova M. A., Zakharova N. N., Anufriev A. I. Daily activity and body temperature of the sable (*Martes zibellina* Linnaeus, 1758) (Mustelidae, Mammalia) in cage conditions in Yakutia. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2025, no. 4, pp. 425–436 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2025-4-425-436>

Обзорная статья

УДК 579.2:614.7

<https://doi.org/10.35885/1684-7318-2025-4-437-451>

ФАКТОРЫ, ВЛИЯЮЩИЕ НА УВЕЛИЧЕНИЕ ДОЛИ ТОКСИГЕННЫХ ЦИАНОБАКТЕРИЙ РОДА *MICROCYSTIS* (CHROOCOCCALES, CYANOBACTERIA) В ИСТОЧНИКАХ ВОДОСНАБЖЕНИЯ

А. Н. Микеров ^{1,3}, Е. И. Тихомирова ², Е. М. Моисеева ^{1✉},
Д. А. Кузянов ¹, Е. М. Телешева ²

¹ Саратовский медицинский научный центр гигиены ФБУН «ФНЦ медико-профилактических технологий управления рисками здоровью населения»
Россия, 410022, г. Саратов, ул. Заречная, здание 1А, стр. 1

² Саратовский государственный технический университет имени Гагарина Ю. А.
Россия, 410054, г. Саратов, ул. Политехническая, д. 77

³ Саратовский государственный медицинский университет имени В. И. Разумовского
Россия, 410012, г. Саратов, ул. Б. Казачья, д. 112

Поступила в редакцию 04.06.2025 г., после доработки 11.07.2025 г., принята 14.07.2025 г., опубликована 17.12.2025 г.

Аннотация. Целью обзора является обобщение современных данных о факторах, влияющих на токсигенность цианобактерий рода *Microcystis* и синтез ими гепатотоксичных пептидов – микроцистинов. Проанализированы экологические факторы и приведены гипотезы, объясняющие их влияние на соотношение токсигенных и нетоксигенных штаммов в водоемах и экспрессию генов, ответственных за синтез микроцистина. Особое внимание уделено температуре, освещенности, эвтрофикации, окислительному стрессу и наличию микроэлементов. Приведены сведения о методах мониторинга токсигенных популяций, включая молекулярно-биологические подходы (ПЦР, ОТ-ПЦР). Исследования, посвященные изучению факторов окружающей среды, способствующих развитию токсигенных штаммов цианобактерий рода *Microcystis* в перспективе, могут быть использованы для прогнозирования вероятности обнаружения токсинов в воде источников хозяйственно-питьевого водоснабжения населения и определения временного интервала забора проб для определения количества микроцистина в воде водоисточника.

Ключевые слова: цианобактерии, микроцистин, *Microcystis*, источник водоснабжения, мониторинг, токсигенные штаммы

Соблюдение этических норм. Исследования проводили без использования животных и без привлечения людей в качестве испытуемых.

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

✉ Для корреспонденции. Лаборатория химико-биологического мониторинга качества воды Саратовского медицинского научного центра гигиены ФБУН «ФНЦ медико-профилактических технологий управления рисками здоровью населения».

ORCID и e-mail адреса: Микеров Анатолий Николаевич: <https://orcid.org/0000-0002-0670-7918>; mail@smnecg.ru; Тихомирова Елена Ивановна: <https://orcid.org/0000-0001-6030-7344>, tichomirova_ei@mail.ru; Моисеева Елизавета Михайловна: <https://orcid.org/0000-0001-9234-4000>, moiseeva-el@mail.ru; Кузянов Дмитрий Андреевич: <https://orcid.org/0000-0002-5070-4431>, dimakuzyanov@gmail.ru; Телешева Елизавета Михайловна: <https://orcid.org/0000-0001-9405-1877>, sentebrinka@mail.ru.

Для цитирования. Микеров А. Н., Тихомирова Е. И., Моисеева Е. М., Кузянов Д. А., Телешева Е. М. Факторы, влияющие на увеличение доли токсигенных цианобактерий рода *Microcystis* (Chroococcales, Cyanobacteria) в источниках водоснабжения // Поволжский экологический журнал. 2025. № 4. С. 437– 451. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2025-4-437-451>

ВВЕДЕНИЕ

Массовое сезонное развитие цианобактерий, приводящее к «цветению» воды в водоемах по всему миру, в последние десятилетия становится предметом пристального внимания общественности и научного сообщества (Backovic, Tokodi, 2024). Растущую угрозу цианобактерии представляют в связи с продукцией вторичных метаболитов, наличие которых в воде может приводить к целому ряду негативных последствий, включая воздействие на здоровье человека, ухудшение качества питьевой воды и нарушение функционирования экосистемы водоема (Pearson et al., 2010; Backovic, Tokodi, 2024).

Наибольший риск для здоровья человека представляют продуцируемые цианобактериями циклические гепатотоксические пептиды микроцистины, наличие которых в воде, потребляемой человеком, может привести к некрозу печени при остром отравлении и к гепатоцеллюлярной карциноме при хроническом отравлении низкими дозами (Carmichael, 2001).

На сегодняшний день известно более 270 различных форм микроцистинов, среди которых микроцистин-LR, микроцистин-RR и микроцистин-YR, отличающиеся аминокислотным составом, являющиеся тремя наиболее опасными и широко изученными токсинами (Svircev et al., 2017). Штаммы цианобактерий, продуцирующих микроцистин, принадлежат родам *Microcystis*, *Anabaena*, *Oscillatoria*, *Planktothrix*, *Chroococcus* и *Nostoc* (Pearson et al., 2010), имеют космополитическое распространение и обитают в различных климатических условиях (Paerl, Barnard, 2020). При этом род *Microcystis* – основной производитель микроцистина, доминирующий в пресноводных водоемах – крупных мелководных озерах и крупных водохранилищах, используемых в качестве источников питьевого водоснабжения (Wang M. et al., 2018; Lu et al., 2020). Известно, что микроцистин устойчив к кипячению и автоклавированию, разрушается при воздействии озона, сильных окислителей и ультрафиолетового излучения, но в местах с ограниченной освещенностью может сохраняться в водоемах длительное время (Lahti et al., 1997), что представляет угрозу здоровью населения при использовании воды для питьевых и хозяйственно-бытовых нужд. Всемирная организация здравоохранения установила норму содержания микроцистина в питьевой воде на уровне ≤ 1 мкг/л⁻¹ (Guidelines..., 1998). В России разработаны нормативные документы, определяющие методику измерения микроцистинов в воде (МУК 4.1.3552-19), и также определены гигиенические нормативы содержания микроцистинов в водоисточниках и питьевой воде на уровне 0.001 мг/л (СанПиН 1.2.3685-21). Однако определение содержания микроцистинов не входит в программы производственного контроля. Потенциальный вред здоровью, обусловленный воздействием токсинов цианобактерий, определяет необходимость контроля за динамикой размножения и токсинообразования сине-зеленых водорослей в водоемах в течение сезона.

Содержание микроцистинов в среде может быть определено с использованием таких аналитических методов, как анализ на основе ингибирования протеин-фосфатазы, высокоэффективная жидкостная хроматография и масс-спектрометрия, иммуноферментный анализ. Однако данные методы часто требуют тщательной обработки образцов перед анализом, технически сложны и, кроме того, остаются достаточно дорогостоящими (Sangolkar et al., 2006).

Выяснение молекулярно-генетической основы биосинтеза микроцистина привело к более широкому использованию молекулярно-генетических методов, таких как ПЦР в режиме реального времени, для определения количества токсигенных и нетоксигенных цианобактерий в пробах воды, и определения интенсивности образования микроцистинов по уровню экспрессии генов кластера токсичности (Vaitomaa et al., 2003; Ngwa et al., 2014; Lu et al., 2020).

В природной популяции *Microcystis* обычно присутствуют токсигенные и нетоксигенные штаммы, которые либо обладают, либо лишены генов, необходимых для синтеза микроцистина, соответственно (Wang M. et al., 2018). Численность и соотношение штаммов в водоеме динамически меняется в пространственно-временном масштабе (Yancey et al., 2022). И различия в количестве токсина в воде в течение сезона в основном объясняются изменением доли штаммов, содержащих гены синтеза микроцистинов (*mcu*) при изменении факторов окружающей среды. Поэтому использование ПЦР-амплификации геномной ДНК цианобактерий в режиме реального времени для количественного определения различных генов *mcu*, отражающих долю токсичных цианобактерий от общего числа клеток *Microcystis* (например, через копии гена 16S рPHK) в образцах, позволяет косвенно говорить об изменении токсичности наблюдаемой популяции цианобактерий (Davis et al., 2009). В ряде исследований показаны корреляции количества генов с концентрациями микроцистинов (Vaitomaa et al., 2003; Wang M. et al., 2018; Lu et al., 2020), что говорит в высоком прогностическом потенциале определения количества токсигенных штаммов в естественных популяциях с использованием метода количественной ПЦР для выявления повышенного риска увеличения концентрации микроцистина в водоеме.

Помимо определения наличия и количества токсигенных цианобактерий, важны вариабельность уровней экспрессии генов синтеза токсинов и их связь с измеренными концентрациями токсинов, что может дать больше информации относительно влияния различных факторов окружающей среды на регуляцию синтеза токсинов. Количественная полимеразная цепная реакция с обратной транскрипцией (ОТ-ПЦР) успешно использовалась для анализа уровня экспрессии генов *mcu* как у культивируемых цианобактерий (Sevilla et al., 2008; Martin et al., 2020), так и у цианобактерий в естественных популяциях (Lu et al., 2020). Было обнаружено, что активная экспрессия гена *mcuE* коррелирует с концентрациями микроцистина в образцах оз. Туусуланярви (Sipari et al., 2010). В исследованиях J. Lu с соавторами (Lu et al., 2020) изменение экспрессии генов синтеза микроцистина *mcuE* и *mcuA* с течением времени коррелировало с различными стадиями роста культуры. При этом экспрессия генов *mcu* выявлялась в более ранние сроки (примерно в течение первых трёх недель), чем обнаружение микроцистина, что говорит о том, что при-

менение метода ПЦР может использоваться для получения информации о вероятности появления микроцистина в будущем, а понимание сроков этих периодов может иметь решающее значение для управления программой мониторинга наличия микроцистинов в источниках хозяйственно-питьевого водоснабжения населения.

Таким образом, представляется перспективным определение факторов окружающей среды, способствующих развитию токсигенных штаммов цианобактерий рода *Microcystis* и повышению уровня экспрессии генов синтеза микроцистинов, с целью прогнозирования вероятности обнаружения токсинов в воде источников хозяйственно-питьевого водоснабжения населения и определения временного интервала забора проб для определения количества микроцистина в воде водонисточника.

Для написания обзора авторы статьи использовали литературные источники с 2000 – 2024 гг., размещенные в базе данных реферируемых статей PubMed, электронной библиотеке eLIBRARY.RU. Для поиска также использовали поисковую систему Google Scholar с использованием поисковых запросов по ключевым словам: синтез микроцистина, *Microcystis*, цианобактерии.

Факторы, влияющие на соотношение токсигенных и нетоксигенных штаммов и экспрессию генов синтеза микроцистина

В ряде работ по изучению изменения токсигенности цианобактерий во времени и пространстве была установлена зависимость увеличения скорости продукции токсина от количества клеток (Kaebernick, Neilan, 2001). В водоемах по всему миру часто наблюдается последовательная смена штаммов: токсигенные штаммы доминируют на ранних/пиковых стадиях «цветения», а нетоксигенные штаммы доминируют на более поздних стадиях «цветения» (Briand et al., 2009; Davis et al., 2009, 2010; Lu et al., 2020). Такая часто наблюдаемая последовательность смены штаммов предполагает, что токсигенные и нетоксигенные штаммы рода *Microcystis* имеют разные экологические требования и обладают специфическими адаптациями потребностей в азоте, устойчивости к окислительному стрессу и оптимальных условий освещения и температуры для роста.

На экспрессию генов синтеза микроцистинов влияет множество факторов, включая питательные вещества (азот и фосфор), физические факторы (свет и температура), химические вещества (антибиотики, гербициды и перекись водорода (H_2O_2)), фитохимические вещества и основные микроэлементы (железо, калий, медь и цинк) (Wei et al., 2021). При этом среди перечисленных факторов азот, свет, железо и температура были основными детерминантами экспрессии микроцистина.

Температура. Хотя разные штаммы цианобактерий рода *Microcystis* могут по-разному реагировать на изменения температуры, плотность клеток достигает максимума при температурном интервале от 25 до 35°C (Dick et al., 2021; Guo et al., 2023; Huang et al., 2024). Экспрессия генов *mcy* и концентрация клеточного микроцистина увеличивались, когда цианобактерии вида *Microcystis aeruginosa* подвергались воздействию температур ниже оптимальных для роста (Martin et al., 2020). Так, снижение температуры с 26 до 19°C вызвало двукратное увеличение количества микроцистина в клетках *M. aeruginosa* (Peng et al., 2018; Martin et al., 2020; Stark et al., 2023).

Механизм, ответственный за повышенный синтез микроцистина при понижении температуры, не до конца ясен. В ряде работ была выдвинута гипотеза, связывающая увеличение микроцистина с реакцией на окислительный стресс при понижении температуры (Schuurmans et al., 2018; Martin et al., 2020; Stark et al., 2023).

Экспрессия всех генов *msc* также увеличивается в начале холодного стресса и достигает пика через 5 дней после снижения температуры с 26 до 19°C и постепенно снижается в течение продолжающегося холодного стресса, а затем – резко снижается после того, как температура повышается до 26°C (Martin et al., 2020).

В некоторых исследованиях было выявлено, что повышение температуры благоприятствовало росту токсигенных штаммов (Davis et al., 2009; Dziallas, Grossart, 2011). Однако в других экспериментах, проведенных на лабораторных культурах, нетоксигенный штамм имел более высокую оптимальную температуру роста, чем токсигенные штаммы (Thomas, Litchman, 2016). При этом количество микроцистина на клетку уменьшается с повышением температуры (Stark et al., 2023), противодействуя эффекту скорости роста штаммов, что еще больше усложняет понимание влияния температуры на проявление токсичности цианобактериями рода *Microcystis*.

Исходя из вышесказанного, сезонные температурные тренды могут существенно влиять на выработку микроцистина в естественной среде. В течение летнего сезона температура в водоемах повышается с 18 до 26°C, что может приводить к доминированию нетоксигенных штаммов и снижению концентрации микроцистина в воде (Briand et al., 2009; Peng et al., 2018; Dick et al., 2021). В озерах и водохранилищах, имеющих притоки холодных рек или поступление воды от таяния ледников или снегов, температурный режим может изменяться даже в более теплые месяцы. Таким образом, температура является одним из ключевых факторов, влияющих на выработку микроцистина, а мониторинг сезонных колебаний температуры и эпизодических климатических событий может быть особенно актуален в плане прогнозирования интенсивности токсинообразования цианобактериями в конкретных источниках хозяйственно-питьевого водоснабжения населения.

Освещенность. Оптимальными условиями для роста лабораторных культур *M. aeruginosa* является относительно невысокая освещенность (порядка 2500 лк). При этом высокая интенсивность света подавляет рост клеток цианобактерий (Xu et al., 2021). Однако оптимальные условия для роста цианобактерий не совпадают с благоприятными условиями для синтеза микроцистина. При интенсивности света от 108 до 1400 лк регистрируется самое низкое содержание токсинов, а интенсивность света на уровне от 1400 до 9940 люкс вызывает увеличение концентрации цианотоксинов (Kaebernick, Neilan, 2001; Xu et al., 2021).

Исследования генетической регуляции синтеза микроцистинов показали повышенную транскрипцию генов, участвующих в производстве микроцистина при высоких уровнях освещенности (Kaebernick, Neilan, 2001). Интересно, что в условиях слабого освещения кластер генов *mscD–J* транскрибировался с центрального промотора, в то время как в условиях сильного освещения гены транскрибируются с альтернативного вышестоящего промотора, что может привести к увеличению транскрипции генов *msc* (Pearson et al., 2010).

В ряде работ показано, что нетоксигенные штаммы доминируют поздним летом, в условиях ограничения света и питательных веществ, что указывает на то, что в естественной среде при пониженной освещённости нетоксигенные штаммы лучше выдерживают конкуренцию по сравнению с токсигенными (Briand et al., 2009; Rinta-Kanto et al., 2009; Peng et al., 2018; Dick et al., 2021). В исследованиях G. J. Dick с соавторами установлено, что все штаммы, выделенные из озёр с прозрачной водой и, соответственно, высокой светопрозрачностью, являлись токсигенными, что указывает на положительную корреляцию между интенсивностью света и токсичностью (Dick et al., 2021). Показано, что токсигенные штаммы становятся менее конкурентоспособными в условиях дефицита света, вероятно, вследствие больших энергетических затрат на синтез микроцистинов, которые ограничены в условиях низкого освещения (LeBlanc et al., 2011).

В естественных условиях влияние света на цианобактерии рода *Microcystis* зависит от нескольких факторов, включая качественные характеристики освещённости (т.е. длину волны), турбулентность, глубину, прозрачность воды. Влияние света также является сложным в контексте сообщества – разные клетки популяции в одной среде обитания могут испытывать огромные различия в доступности для них света в определенный момент времени в зависимости от глубины водного слоя и особенностей микросреды (Dick et al., 2021).

Таким образом, данные о совместном влиянии температуры и освещённости говорят о том, что в соответствии с сезонными тенденциями количество микроцистина на клетку может быть выше в условиях, когда солнечные дни длиннее, а вода прозрачнее и холоднее. Однако эта закономерность может не выявляться при определении общего микроцистина (мкг/л), поскольку в начале вегетационного периода (апрель – май) суммарная биомасса цианобактерий при таких условиях ниже (Stark et al., 2023). При этом благоприятными для роста и увеличения биомассы цианобактерий являются увеличение температуры воды, невысокая интенсивность света и наличие большого количества питательных веществ в воде.

Окислительный стресс. Активные формы кислорода, такие как перекись водорода (H_2O_2), широко распространены в водных экосистемах и могут существенно влиять на количественный и видовой состав цианобактериальных популяций (Paerl, Otten, 2013; Schuurmans et al., 2018). К тому же перекись водорода успешно применяется для подавления развития цианобактерий в озерах. Одна из гипотез о роли микроцистинов в метаболизме клеток предполагает, что эти пептиды могут защищать цианобактерии от окислительного стресса, ковалентно связываясь с фотосинтетическими белками, чувствительными к окислительному повреждению, препятствуя их повреждению активными формами кислорода (Dziallas, Grossart, 2011; Martin et al., 2020). Эта гипотеза подтверждается в некоторых работах данными о том, что токсикогенные штаммы имеют преимущество перед нетоксикогенными штаммами при «цветении» в условиях окислительного стресса (Paerl, Otten, 2013) или при добавлении H_2O_2 в экологически значимых концентрациях в лабораторные культуры *Microcystis* (Dziallas, Grossart, 2011). Напротив, когда перекись водорода добавлялась в очень высоких концентрациях – уровнях, соответствующих обработке альгицидом или цианоцидом, – токсигенные штаммы стано-

вились более уязвимы. Они не разлагали перекись водорода и не восстанавливались, что может быть связано их меньшей устойчивостью к высоким уровням окислительного стресса по сравнению с нетоксигенным мутантом или с естественным нетоксигенным штаммом *Microcystis* (Schuurmans et al., 2018). В исследовании D. Latour с соавторами токсигенный штамм, продуцирующий микроцистин, оказался более чувствительным к обработке перекисью водорода и условиям высокой освещенности, вероятно, из-за более низкой скорости восстановления фотосистемы II (Latour et al., 2022). Более того, было показано, что перекись водорода влияла на продукцию микроцистина вследствие уменьшения транскрипции генов синтеза микроцистина (*mcuA* и *mcuD*), а также увеличения экспрессии гена высвобождения микроцистина (*mcuH*) (Wang J. et al., 2018). Противоречивые результаты могут быть связаны с отсутствием стандартизированных условий в различных экспериментах. Поскольку влияние перекиси водорода на цианобактерии может зависеть от интенсивности света, длины волны, отклонения от оптимальной температуры роста, важно стандартизировать условия проведения экспериментов, сравнивающих чувствительность цианобактерий к перекиси водорода (Piel et al., 2019).

Эвтрофикация водоемов. Эвтрофикация водных систем, связанная с избытком питательных веществ, главным образом фосфора и азота, приводит к увеличению «цветения» цианобактерий. Повышение содержания в пресноводных водоемах неорганических и органических веществ, вызванное деятельностью человека, геохимическими особенностями или изменением климата, может влиять не только на скорость размножения цианобактерий, но и отражаться на соотношении токсигенных и нетоксигенных штаммов, выработке и высвобождении микроцистина.

При масштабном изучении водоемов Северной Америки исследовалось более 1000 озер в различных климатических зонах. Большинство образцов с высокой концентрацией микроцистина (более 1 мкг/л) попали в границы североамериканской ледниковой области. Почвы в этих регионах характеризуются высокими темпами эрозии, что наряду с интенсивной сельскохозяйственной деятельностью приводит к повышению содержания минеральных и органических веществ в воде и эвтрофикации расположенных здесь озер (Beaver et al., 2018).

Азот по-разному влияет на выработку цианотоксинов у фиксирующих и не фиксирующих азот цианобактерий. Цианобактерии рода *Anabaena*, способные фиксировать азот, показывают самые высокие уровни микроцистина в среде без азота (Rapala et al., 1997). Напротив, штаммы цианобактерий рода *Oscillatoria* и *Microcystis* (не фиксирующие азот) продуцируют больше токсинов в условиях высокого содержания неорганического азота, необходимого для синтеза микроцистина (Orr, Jones, 1998; Vaitomaa et al., 2003; Davis et al., 2010).

Обогащение среды азотом, особенно неорганическими формами, такими как нитрат и аммиак, способствует в большей степени развитию токсигенных штаммов по сравнению с нетоксигенными (Davis et al., 2009; Yancey et al., 2022; Li J. et al., 2023). Вероятно, доступность азота может влиять на конкурентоспособность штаммов и, таким образом, формировать состав популяции *Microcystis* (Yancey et al., 2022).

Между тем установлено, что рост нетоксигенных штаммов стимулируется органическими формами азота, такими как мочевина и глутаминовая кислота, что частично объясняет наблюдаемые в сезонно стратифицированных водоемах переходы от токсигенных к нетоксигенным штаммам, обусловленные доступностью преимущественно органических форм азота в воде (Davis et al., 2010).

Повышенное содержание фосфора в водоемах способствует увеличению биомассы микроцистин-продуцирующих цианобактерий и уровней продукции токсинов (Beaver et al., 2018). В частности, на примере оз. Тайху (Китай) установлено, что концентрация общего фосфора и ортофосфатов положительно коррелировала с численностью микроцистин-продуцирующих цианобактерий, доля которых достигала 65% от всей популяции *Microcystis*; при этом концентрация токсинов в воде существенно возрастала (Li et al., 2012). Похожая зависимость прослеживается при изучении воды из оз. Верхний Клатмат (США), где избыток фосфатов способствовал переходу от преобладания нетоксигенных форм цианобактерий рода *Microcystis* к доминированию токсигенных (Eldridge, Wood, 2020), а также при изучении воды из озера Эри, где содержание микроцистинов положительно коррелировало с общим содержанием фосфора и численностью токсигенных цианобактерий (Rinta-Kanto et al., 2009).

Особое значение имеет соотношение азот : фосфор (N:P). Так, при низких значениях N:P (менее 30:1), особенно в условиях избытка аммонийного азота по сравнению с нитратами, наблюдается увеличение биомассы микроцистин-продуцирующих цианобактерий и уровня продукции токсинов (Harris et al., 2016).

Установлено, что влияние фосфатов на содержание микроцистинов в клетках цианобактерий не всегда напрямую связано с уровнем транскрипции генов *mcu* (Wang M. et al., 2018). Вероятно, низкое содержание фосфора в среде не оказывает прямого влияния на продукцию микроцистинов на генетическом уровне, но действует на физиологическом уровне. В частности, при фосфорном голодании снижается активность белков, отвечающих за фотосинтез, трансляцию, синтез РНК и азотный обмен, что в свою очередь приводит к дефициту углерода, азота и аминокислот, необходимых для синтеза микроцистинов (Guo et al., 2023). Известно также, что существует связь между энергетическим состоянием микроцистин-продуцирующих штаммов *Microcystis* и внутриклеточным содержанием микроцистина (Wang J. et al., 2018; Li Z. et al., 2023). Так, в условиях дефицита фосфора фотосинтетическая активность значительно подавлялась, что приводило к недостатку АТФ и, как следствие, к снижению скорости роста, содержания хлорофилла и синтеза токсинов (Wei et al., 2021).

Хотя связь между фосфором и азотом, с одной стороны, и ростом цианобактерий – с другой, хорошо установлена, есть случаи, когда благоприятные условия не провоцируют массовое развитие, что указывает на важность дополнительных факторов. Появляется все больше свидетельств того, что другие микроэлементы также могут действовать как ограничивающий фактор и регулировать рост цианобактерий (Facey et al., 2022). Металлы играют различную роль в клеточном метаболизме, и чаще всего связаны с фотосинтетическим переносом электронов в тилакоидах и усвоением макроэлементов – азота и фосфора (Facey et al., 2019). Микроци-

стины могут образовывать комплексы с некоторыми ионами металлов, такими как Fe^{2+} , Zn^{2+} , Cu^{2+} и Mg^{2+} (Saito et al., 2008), однако влияние этих химических элементов на синтез микроцистина еще предстоит изучить.

Недостаток железа, кобальта и марганца ограничивает рост *M. aeruginosa* в лабораторных культурах (Facey et al., 2022). Поступление железа является важным фактором, определяющим рост популяций *Microcystis* в эвтрофных системах (Nalac et al., 2023). Некоторые цианобактерии, в частности *Microcystis*, могут перемещаться в придонные слои воды за счёт изменения плавучести и получать железо, которое обычно высвобождается из отложений в бескислородных водах, богатых питательными веществами (Molot et al., 2014). Этот механизм способствует предотвращению дефицита железа в клетках цианобактерий, что является преимуществом для их роста по сравнению с другими группами фитопланктона.

Согласно одной из гипотез, микроцистины могут выступать в роли внутриклеточных хелаторов железа или как внеклеточные молекулы, поглощающие железо (Ceballos-Laita et al., 2017). В частности, при низкой концентрации железа в воде клетки цианобактерий синтезируют больше микроцистина, который, возможно, действует как хелатор железа, связывая доступное железо, что способствует его усвоению или сохранению внутри клетки (Sevilla et al., 2008) для управления продуктивностью фотосистемы и экономии энергии. При этом дефицит железа вызывает увеличение транскрипции гена *mcuD*, что коррелирует с увеличением содержания токсина (Sevilla et al., 2008).

Данные о влиянии других микроэлементов, часто встречающихся в повышенных концентрациях в источниках питьевого водоснабжения, на соотношение токсигенных и нетоксигенных штаммов, а также выработку и высвобождение токсинов, представлены в литературе гораздо в меньшей степени. В частности, было показано, что рост цианобактерий *M. aeruginosa* ингибируется ионами $\text{Ca}^{2+}/\text{Mg}^{2+}$ при воздействии в концентрациях от 12 – 243 мг/л для Mg^{2+} и от 20 до 400 мг/л Ca^{2+} . Высвобождение микроцистина значительно увеличивается в лабораторных условиях под воздействием $\text{Ca}^{2+}/\text{Mg}^{2+}$ и NaCl , что создает потенциальные риски для водной среды (Yin et al., 2024). Кроме того, сульфаты в концентрациях 40, 80 и 300 мг/л подавляют рост *M. aeruginosa*, увеличивают как внутриклеточное, так и внеклеточное содержание токсинов, а также повышают уровень транскрипта *mcuD* (Chen et al., 2016).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Для выявления факторов, влияющих на соотношение токсигенных и нетоксигенных штаммов *Microcystis*, изучались условия, обеспечивающие конкурентное преимущество штаммов. Мета-анализ работ по изучению влияния факторов среды на концентрацию микроцистина в лабораторных условиях, проведенный F. L. Hellweger с соавторами (2022), выявил следующие закономерности: оптимальная температура для выработки микроцистина на 6.3°C ниже той, что необходима водорослям для роста; дефицит азота снижает содержание микроцистина, что связано с высокой потребностью в элементе, который входит в состав молекулы микроцистина; концентрация микроцистина может изменяться в зависимости от уровня

освещенности, при этом на процесс оказывает влияние связывание микроцистина с белками (Hellweger et al., 2022).

Необходимо отметить, что исследование влияния отдельных факторов в лабораторных условиях проводилось на культурах цианобактерий, при этом факторы регулировались как изолированно, так и в комбинациях двух или трех факторов. В действительности воздействие на популяцию *Microcystis* различных факторов взаимосвязано. Например, реакция на свет зависит от температуры, а реакция на температуру и окислительный стресс – от доступности питательных веществ (Thomas, Litchman, 2016; Sandrini et al., 2020). Аналогичным образом реакция на окислительный стресс также зависит от уровня освещенности (Piel et al., 2019).

Между тем для практических целей интерес представляет изменение доли токсигенных штаммов *Microcystis* и повышение концентрации токсинов в естественной среде водоема, где изменяется множество параметров. Масштабные изучения токсиногенности естественных популяций, проведенные в основном на крупных озерах, по сути, отражают сезонные колебания совокупности всех факторов среды, которые также могут изменяться в разные годы. Переход от токсигенных к нетоксигенным штаммам *Microcystis* (Briand et al., 2009; Rinta-Kanto et al., 2009; Dick et al., 2021) к концу лета (когда температура воды повышается, продолжительность солнечных дней сокращается, а прозрачность воды уменьшается) может быть связан с ролью микроцистинов в окислительно-восстановительных процессах и являться следствием различных стратегий фотоакклиматизации для *Microcystis* (Stark et al., 2023). Кроме того, важным фактором, влияющим на соотношение токсигенных и нетоксигенных генотипов в популяции, является наличие питательных веществ. Динамика увеличения популяции токсигенных клеток и продукции микроцистина положительно коррелирует с концентрациями азота и фосфора в водоемах (Davis et al., 2009, 2010; Wang M. et al., 2018). Загрязнение рек азотом и фосфором способствует росту *Microcystis* (Li et al., 2012) и в последние годы представляет собой растущую угрозу безопасности водоснабжения населения. Наблюдения за природными популяциями цианобактерий также показывают, что форма и концентрация азота влияют на изменения соотношения штаммов, продуцирующих и не продуцирующих микроцистин.

Для практики мониторинга превышения содержания микроцистинов в воде источников хозяйственно-питьевого водоснабжения населения важное значение может иметь мониторинг изменений физико-химических параметров воды с учетом особенностей их сезонных колебаний в конкретных водоисточниках. По результатам масштабных исследований пространственных и сезонных колебаний концентраций микроцистинов или соотношений токсиногенных и нетоксигенных штаммов цианобактерий *Microcystis* и их связи с физико-химическими и биологическими факторами показано, что интенсивность света (представленная прозрачностью), азот, фосфор и температура воды могут являться факторами, регулирующими продукцию микроцистинов, а микроэлементы (Fe, Zn, Ca и Mg) – в меньшей степени влиять на синтез микроцистинов и долю токсигенных штаммов (Beaver et al., 2018; Wang M. et al., 2018).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

- Backovic D. D., Tokodi N. Blue revolution turning green? A global concern of cyanobacteria and cyanotoxins in freshwater aquaculture: A literature review. *Journal of Environmental Management*, 2024, vol. 360, article no. 121115. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2024.121115>
- Beaver J. R., Tausz C. E., Scotese K. C., Pollard A. I., Mitchell R. M. Environmental factors influencing the quantitative distribution of microcystin and common potentially toxigenic cyanobacteria in US lakes and reservoirs. *Harmful Algae*, 2018, vol. 78, pp. 118–128. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2018.08.004>
- Briand E., Escoffier N., Straub C., Sabart M., Quiblier C., Humbert J. F. Spatiotemporal changes in the genetic diversity of a bloom-forming *Microcystis aeruginosa* (Cyanobacteria) population. *The ISME Journal*, 2009, vol. 3, iss. 4, pp. 419–429. <https://doi.org/10.1038/ismej.2008.121>
- Carmichael W. W. Health effects of toxin-producing cyanobacteria: “The CyanoHABs”. *Human and Ecological Risk Assessment*, 2001, vol. 7, iss. 5, pp. 1393–1407. <https://doi.org/10.1080/20018091095087>
- Ceballos-Laita L., Marcuello C., Lostao A., Calvo-Begueria L., Velazquez-Campoy A., Bes M. T., Peleato M. L. Microcystin-LR binds iron, and iron promotes self-assembly. *Environmental Science & Technology*, 2017, vol. 51, iss. 9, pp. 4841–4850. <https://doi.org/10.1021/acs.est.6b05939>
- Chen L., Gin K. Y. H., He Y. Effects of sulfate on microcystin production, photosynthesis, and oxidative stress in *Microcystis aeruginosa*. *Environmental Science and Pollution Research*, 2016, vol. 23, pp. 3586–3595. <https://doi.org/10.1007/s11356-015-5605-1>
- Davis T. W., Berry D. L., Boyer G. L., Gobler C. J. The effects of temperature and nutrients on the growth and dynamics of toxic and non-toxic strains of *Microcystis* during cyanobacteria blooms. *Harmful Algae*, 2009, vol. 8, iss. 5, pp. 715–725. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2009.02.004>
- Davis T. W., Harke M. J., Marcoval M. A., Goleski J., Orano-Dawson C., Berry D. L., Gobler C. J. Effects of nitrogenous compounds and phosphorus on the growth of toxic and non-toxic strains of *Microcystis* during cyanobacterial blooms. *Aquatic Microbial Ecology*, 2010, vol. 61, iss. 2, pp. 149–162. <https://doi.org/10.3354/ame01445>
- Dick G. J., Duhaime M. B., Evans J. T., Errera R. M., Godwin C. M., Kharbush J. J., Nitschky H. S., Powers M. A., Vanderploeg H. A., Schmidt K. C., Smith D. J., Yancey C. E., Zwiers C. C., Denef V. J. The genetic and ecophysiological diversity of *Microcystis*. *Environmental Microbiology*, 2021, vol. 23, iss. 12, pp. 7278–7313. <https://doi.org/10.1111/1462-2920.15615>
- Dziallas C., Grossart H. P. Increasing oxygen radicals and water temperature select for toxic *Microcystis* sp. *PLoS ONE*, 2011, vol. 6, iss. 9, article no. e25569. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0025569>
- Eldridge S. L. C., Wood T. M. Annual variations in microcystin occurrence in Upper Klamath Lake, Oregon, based on high-throughput DNA sequencing, qPCR, and environmental parameters. *Lake and Reservoir Management*, 2020, vol. 36, iss. 1, pp. 31–44. <https://doi.org/10.1080/10402381.2019.1619112>
- Facey J. A., Apte S. C., Mitrovic S. M. A review of the effect of trace metals on freshwater cyanobacterial growth and toxin production. *Toxins*, 2019, vol. 11, no. 11, article no. 643. <https://doi.org/10.3390/toxins11110643>
- Facey J. A., King J. J., Apte S. C., Mitrovic S. M. Assessing the importance of cobalt as a micronutrient for freshwater cyanobacteria. *Journal of Phycology*, 2022, vol. 58, iss. 1, pp. 71–79. <https://doi.org/10.1111/jpy.13216>
- Guidelines for Drinking-Water Quality. Addendum and Vol. 2: Health Criteria and Other Supporting Information*. 2nd ed. Geneva, World Health Organization, 1998. 294 p.
- Guo Y., Meng H., Zhao S., Wang Z., Zhu L., Deng D., Liu J., He H., Xie W., Wang G., Zhang L. How does *Microcystis aeruginosa* respond to elevated temperature? *Science of the Total Environment*, 2023, vol. 889, article no. 164277. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2023.164277>

Halac S. R., Ruibal-Conti A. L., Mengo L. D. V., Ullmer F., Cativa A., Bazan R., Rodriguez M. I. Effect of iron availability on the growth and microcystin content of natural populations of *Microcystis* spp. from reservoirs in Central Argentina: A microcosm experiment approach. *Phycology*, 2023, vol. 3, no. 1, pp. 168–185. <https://doi.org/10.3390/phycology3010011>

Harris T. D., Smith V. H., Graham J. L., Van de Waal D. B., Tedesco L. P., Clercin N. Combined effects of nitrogen to phosphorus and nitrate to ammonia ratios on cyanobacterial metabolite concentrations in eutrophic Midwestern USA reservoirs. *Inland Waters*, 2016, vol. 6, iss. 2, pp. 199–210. <https://doi.org/10.5268/IW-6.2.938>

Hellweger F. L., Martin R. M., Eigemann F., Smith D. J., Dick G. J., Wilhelm S. W. Models predict planned phosphorus load reduction will make Lake Erie more toxic. *Science*, 2022, vol. 376, no. 6596, pp. 1001–1005. <https://doi.org/10.1126/science.abm6791>

Huang S., Chen Y., Wang J., Lao A., Huang H., Wang Z., Luo X., Zheng Z. Understanding the dynamics of *Microcystis* bloom: Unraveling the influence of suspended solids through proteomics and metabolomics approaches. *Science of The Total Environment*, 2024, vol. 908, article no. 168079. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2023.168079>

Kaebernick M., Neilan B. A. Ecological and molecular investigations of cyanotoxin production. *FEMS Microbiology Ecology*, 2001, vol. 35, iss. 1, pp. 1–9. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2001.tb00782.x>

Lahti K., Rapala J., Fardig M., Niemela M., Sivonen K. Persistence of cyanobacterial hepatotoxin, microcystin-LR in particulate material and dissolved in lake water. *Water Research*, 1997, vol. 31, iss. 5, pp. 1005–1012. [https://doi.org/10.1016/S0043-1354\(96\)00353-3](https://doi.org/10.1016/S0043-1354(96)00353-3)

Latour D., Perrière F., Purdie D. Higher sensitivity to hydrogen peroxide and light stress conditions of the microcystin producer *Microcystis aeruginosa* sp PCC7806 compared to non-producer strains. *Harmful Algae*, 2022, vol. 114, article no. 102219. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2022.102219>

LeBlanc R. S., Pick F. R., Fortin N. Effect of light intensity on the relative dominance of toxigenic and nontoxigenic strains of *Microcystis aeruginosa*. *Applied and Environmental Microbiology*, 2011, vol. 77, iss. 19, pp. 7016 – 7022. <https://doi.org/10.1128/AEM.05246-11>

Li D., Kong F., Shi X., Ye L., Yu Y., Yang Z. Quantification of microcystin-producing and non-microcystin producing *Microcystis* populations during the 2009 and 2010 blooms in Lake Taihu using quantitative real-time PCR. *Journal of Environmental Sciences*, 2012, vol. 24, iss. 2, pp. 284–290. [https://doi.org/10.1016/S1001-0742\(11\)60745-6](https://doi.org/10.1016/S1001-0742(11)60745-6)

Li J., Xian X., Xiao X., Li S., Yu X. Dynamic characteristics of total and microcystin-producing *Microcystis* in a large deep reservoir. *Environmental Pollution*, 2023, vol. 335, article no. 122256. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2023.122256>

Li Z., An L., Yan F., Shen W., Du W., Dai R. Evaluation of the effects of different phosphorus sources on *Microcystis aeruginosa* growth and microcystin production via transcriptomic surveys. *Water*, 2023, vol. 15, no. 10, article no. 1938. <https://doi.org/10.3390/w15101938>

Lu J., Struewing I., Wymer L., Tettendorst D. R., Shoemaker J., Allen J. Use of qPCR and RT-qPCR for monitoring variations of microcystin producers and as an early warning system to predict toxin production in an Ohio inland lake. *Water Research*, 2020, vol. 170, article no. 115262. <https://doi.org/10.1016/j.watres.2019.115262>

Martin R. M., Moniruzzaman M., Stark G. F., Gann E. R., Derminio D. S., Wei B., Hellweger F. L., Pinto A., Boyer G. L., Wilhelm S. W. Episodic decrease in temperature increases *mcy* gene transcription and cellular microcystin in continuous cultures of *Microcystis aeruginosa* PCC 7806. *Frontiers in Microbiology*, 2020, vol. 11, article no. 601864. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.601864>

Molot L. A., Watson S. B., Creed I. F., Trick C. G., McCabe S. K., Verschoor M. J., Schiff S. L. A novel model for cyanobacteria bloom formation: The critical role of anoxia and ferrous iron. *Freshwater Biology*, 2014, vol. 59, iss. 6, pp. 1323–1340. <https://doi.org/10.1111/fwb.12334>

Ngwa F. F., Madramootoo C. A., Jabaji S. Comparison of cyanobacterial microcystin synthetase (*mcy*) *E* gene transcript levels, *mcy E* gene copies, and biomass as indicators of microcystin risk under laboratory and field conditions. *MicrobiologyOpen*, 2014, vol. 3, iss. 4, pp. 411–425. <https://doi.org/10.1002/mbo3.173>

Orr P. T., Jones G. J. Relationship between microcystin production and cell division rates in nitrogen-limited *Microcystis aeruginosa* cultures. *Limnology and Oceanography*, 1998, vol. 43, iss. 7, pp. 1604–1614. <https://doi.org/10.4319/lo.1998.43.7.1604>

Paerl H. W., Barnard M. A. Mitigating the global expansion of harmful cyanobacterial blooms: Moving targets in a human-and climatically-altered world. *Harmful Algae*, 2020, vol. 96, article no. 101845. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2020.101845>

Paerl H. W., Otten T. G. Blooms bite the hand that feeds them. *Science*, 2013, vol. 342, no. 6157, pp. 433–434. <https://doi.org/10.1126/science.124527>

Pearson L., Mihali T., Moffitt M., Kellmann R., Neilan B. On the chemistry, toxicology and genetics of the cyanobacterial toxins, microcystin, nodularin, saxitoxin and cylindrospermopsin. *Marine Drugs*, 2010, vol. 8, no. 5, pp. 1650–1680. <https://doi.org/10.3390/md8051650>

Peng G., Martin R., Dearth S., Sun X., Boyer G. L., Campagna S. Seasonally relevant cool temperatures interact with N chemistry to increase *Microcystins* produced in lab cultures of *Microcystis aeruginosa* NIES-843. *Environmental Science & Technology*, 2018, vol. 52, iss. 7, pp. 4127–4136. <https://doi.org/10.1021/acs.est.7b06532>

Piel T., Sandrini G., White E., Xu T., Schuurmans J. M., Huisman J., Visser P. M. Suppressing cyanobacteria with hydrogen peroxide is more effective at high light intensities. *Toxins*, 2019, vol. 12, no. 1, article no. 18. <https://doi.org/10.3390/toxins12010018>

Rapala J., Sivonen K., Lyra C., Niemelä S. I. Variation of *Microcystins*, cyanobacterial hepatotoxins, in *Anabaena* spp. as a function of growth stimuli. *Applied and Environmental Microbiology*, 1997, vol. 63, iss. 6, pp. 2206–2212. <https://doi.org/10.1128/aem.63.6.2206-2212.1997>

Rinta-Kanto J. M., Konopko E. A., DeBruyn J. M., Bourbonniere R. A., Boyer G. L., Wilhelm S. W. Lake Erie *Microcystis*: Relationship between microcystin production, dynamics of genotypes and environmental parameters in a large lake. *Harmful Algae*, 2009, vol. 8, iss. 5, pp. 665 – 673. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2008.12.004>

Saito K., Sei Y., Miki S., Yamaguchi K. Detection of microcystin–metal complexes by using cryospray ionization-Fourier transform ion cyclotron resonance mass spectrometry. *Toxicon*, 2008, vol. 51, iss. 8, pp. 1496–1498. <https://doi.org/10.1016/j.toxicon.2008.03.026>

Sandrini G., Piel T., Xu T., White E., Qin H., Slot P. C., Visser P. M. Sensitivity to hydrogen peroxide of the bloom-forming cyanobacterium *Microcystis* PCC 7806 depends on nutrient availability. *Harmful Algae*, 2020, vol. 99, article no. 101916. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2020.101916>

Sangolkar L. N., Maske S. S., Chakrabarti T. Methods for determining microcystins (peptide hepatotoxins) and microcystin-producing cyanobacteria. *Water Research*, 2006, vol. 40, iss. 19, pp. 3485–3496. <https://doi.org/10.1016/j.watres.2006.08.010>

Schuurmans J. M., Brinkmann B. W., Makower A. K., Dittmann E., Huisman J., Matthijs H. C. P. Microcystin interferes with defense against high oxidative stress in harmful cyanobacteria. *Harmful Algae*, 2018, vol. 78, pp. 47–55. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2018.07.008>

Sevilla E., Martin-Luna B., Vela L., Bes M. T., Fillat M. F., Peleato M. L. Iron availability affects *mcyD* expression and microcystin-LR synthesis in *Microcystis aeruginosa* PCC7806. *Environmental Microbiology*, 2008, vol. 10, iss. 10, pp. 247 –2483. <https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2008.01663.x>

Sipari H., Rantala-Ylinen A., Jokela J., Oksanen I., Sivonen K. Development of a chip assay and quantitative PCR for detecting microcystin synthetase *E* gene expression. *Applied and Environmental Microbiology*, 2010, vol. 76, iss. 12, pp. 3797–3805. <https://doi.org/10.1128/AEM.00452-10>

Stark G. F., Martin R. M., Smith L. E., Wei B., Hellweger F. L., Bullerjahn G. S., Wilhelm S. W. Microcystin aids in cold temperature acclimation: Differences between a toxic *Microcystis* wildtype and non-toxic mutant. *Harmful Algae*, 2023, vol. 129, article no. 102531. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2023.102531>

Svircev Z., Drobac D., Tokodi N., Mijovic B., Codd G. A., Meriluoto J. Toxicology of *Microcystins* with reference to cases of human intoxications and epidemiological investigations of exposures to cyanobacteria and cyanotoxins. *Archives of Toxicology*, 2017, vol. 91, iss. 2, pp. 621–650. <https://doi.org/10.1007/s00204-016-1921-6>

Thomas M. K., Litchman E. Effects of temperature and nitrogen availability on the growth of invasive and native cyanobacteria. *Hydrobiologia*, 2016, vol. 763, no. 1, pp. 357 – 369. <https://doi.org/10.1007/s10750-015-2390-2>

Vaitomaa J., Rantala A., Halinen K., Rouhiainen L., Tallberg P., Møkelke L., Sivonen K. Quantitative real-time PCR for determination of microcystin synthetase *E* copy numbers for *Microcystis* and *Anabaena* in lakes. *Applied and Environmental Microbiology*, 2003, vol. 69, iss. 12, pp. 7289–7297. <https://doi.org/10.1128/AEM.69.12.7289-7297.2003>

Wang J., Chen Z., Chen H., Wen Y. Effect of hydrogen peroxide on *Microcystis aeruginosa*: Role of cytochromes P450. *Science of the Total Environment*, 2018, vol. 626, pp. 211–218. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.01.06>

Wang M., Shi W., Chen Q., Zhang J., Yi Q., Hu L. Effects of nutrient temporal variations on toxic genotype and microcystin concentration in two eutrophic lakes. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2018, vol. 166, pp. 192–199. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2018.09.095>

Wei N., Song L., Gan N. Quantitative proteomic and microcystin production response of *Microcystis aeruginosa* to phosphorus depletion. *Microorganisms*, 2021, vol. 9, no. 6, article no. 1183. <https://doi.org/10.3390/microorganisms9061183>

Xu S., Zhang L., Lin K., Bai M., Wang Y., Xu M., Zhang M., Zhang C., Shi Y., Zhou H. Effects of light and water disturbance on the growth of *Microcystis aeruginosa* and the release of algal toxins. *Water Environment Research*, 2021, vol. 93, iss. 12, pp. 2958–2970. <https://doi.org/10.1002/wer.1644>

Yancey C. E., Smith D. J., Den Uyl P. A., Mohamed O. G., Yu F., Ruberg S. A., Chaffin J. D., Goodwin K. D., Tripathi A., Sherman D. H., Dick G. J. Metagenomic and metatranscriptomic insights into population diversity of *Microcystis* blooms: Spatial and temporal dynamics of *mcy* genotypes, including a partial operon that can be abundant and expressed. *Applied and Environmental Microbiology*, 2022, vol. 88, iss. 9, article no. e02464-21. <https://doi.org/10.1128/aem.02464-21>

Yin L., Xu L., Shi K., Chen W., Zhang Y., Wang J., Li S. Physiology, microcystin production, and transcriptomic responses of *Microcystis aeruginosa* exposed to calcium and magnesium. *Science of The Total Environment*, 2024, vol. 913, article no. 169786. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2023.169786>

Factors influencing the increase in the proportion of toxigenic cyanobacteria of the genus *Microcystis* (Chroococcales, Cyanobacteria) in water supply sources

**A. N. Mikerov^{1,3}, E. I. Tikhomirova², E. M. Moiseeva^{1✉},
D. A. Kuzyanov¹, E. M. Telesheva²**

¹ *Saratov Hygiene Medical Research Center of the Federal Budget Scientific Institution
“Federal Scientific Center for Medical and Preventive Health Risk Management Technologies”*

*1A, Unit 1 Zarechnaya St., Saratov 410022, Russia
² Yuri Gagarin State Technical University of Saratov
77 Politekhnikeskaya St., Saratov 410054, Russia*

*³ Saratov State Medical University named after V. I. Razumovsky
112 Bolshaya Kazachya St., Saratov 410012, Russia*

Received: June 4, 2025 / revised: July 11, 2025 / accepted: July 14, 2025 / published: December 17, 2025

Abstract. The aim of this review is to summarize current knowledge on the factors influencing the toxigenicity of cyanobacteria of the genus *Microcystis* and their ability to synthesize hepatotoxic peptides known as microcystins. Environmental factors affecting the ratio of toxigenic to non-toxigenic strains in aquatic ecosystems, as well as the expression levels of genes responsible for microcystin biosynthesis, are analyzed. Particular attention is given to the roles of temperature, light intensity, eutrophication, oxidative stress, and the availability of trace elements. Methods for monitoring toxigenic populations, including molecular biological approaches such as PCR and RT-PCR, are also discussed. Understanding the environmental drivers of toxigenic *Microcystis* proliferation may contribute to predicting the occurrence of microcystins in drinking water sources and determining optimal sampling periods for toxin monitoring in source waters.

Keywords: cyanobacteria, microcystin, *Microcystis*, water supply source, monitoring, toxigenic strains

Ethics approval and consent to participate: This work does not contain any studies involving human and animal subjects.

Competing interests: The authors have declared that no competing interests exist.

For citation: Mikerov A. N., Tikhomirova E. I., Moiseeva E. M., Kuzyanov D. A., Telesheva E. M. Factors influencing the increase in the proportion of toxigenic cyanobacteria of the genus *Microcystis* (Chroococcales, Cyanobacteria) in water supply sources. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2025, no. 4, pp. 437–451 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2025-4-437-451>

✉ *Corresponding author:* Laboratory of Chemical and Biological Monitoring of Water Quality at the Saratov Hygiene Medical Research Center of the Federal Budget Scientific Institution “Federal Scientific Center for Medical and Preventive Health Risk Management Technologies”, Russia.

ORCID and e-mail addresses: Anatoly N. Mikerov: <https://orcid.org/0000-0002-0670-7918>; mail@smnecg.ru; Elena I. Tikhomirova: <https://orcid.org/0000-0001-6030-7344>, tikhomirova_ei@mail.ru; Elizaveta M. Moiseeva: <https://orcid.org/0000-0001-9234-4000>, moiseeva-el@mail.ru; Dmitriy A. Kuzyanov: <https://orcid.org/0000-0002-5070-4431>, dimakuzyanov@gmail.ru; Elizaveta M. Telesheva: <https://orcid.org/0000-0001-9405-1877>, sentebrinka@mail.ru.

Оригинальная статья

УДК 591.16:599.6(470.44)

<https://doi.org/10.35885/1684-7318-2025-4-452-460>

ДЕМОГРАФИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ВОЛГО-УРАЛЬСКОЙ ПОПУЛЯЦИИ САЙГАКОВ (*SAIGA TATARICA* (LINNAEUS, 1766)) (BOVIDAE, MAMMALIA), МИГРИРУЮЩИХ В САРАТОВСКОЕ ЗАВОЛЖЬЕ

М. Л. Опарин ^{1✉}, А. Б. Мамаев ¹, О. С. Опарина ¹, С. В. Сухов ²

¹ Саратовский филиал Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
Россия, 410028, г. Саратов, ул. Рабочая, д. 24

² Комитет охотничьего хозяйства и рыболовства Саратовской области
Россия, 410012, г. Саратов, ул. Университетская, д. 45/51

Поступила в редакцию 19.08.2025 г., после доработки 09.09.2025 г., принята 10.09.2025 г., опубликована 17.12.2025 г.

Аннотация. Показана демографическая структура мигрирующих в Саратовское Заволжье сайгаков волго-уральской популяции. Установлено, что животные из Западно-Казахстанской области Республики Казахстан появляются в приграничных районах Саратовского Заволжья во второй – третьей декадах апреля в зависимости от погодных условий конкретных лет. В конце мая миграция в основном заканчивается, животные разбиваются на группы и распространяются по территории ряда районов Саратовского Заволжья. По нашим наблюдениям и опросным данным, в период с 2011 г. по начало 2020-х гг. количество сайгаков, заходящих весной в Саратовское Заволжье, составляло от нескольких тысяч до десятков тысяч. В последние годы по мере увеличения численности всей популяции эта цифра возросла до нескольких сотен, а в 2025 г. – до многих сотен тысяч особей. По нашим наблюдениям, на территорию области мигрируют как самки с родившимися на территории Казахстана приплодами, так и беременные и яловые. Количество самцов, мигрирующих вместе со стадами самок с приплодами, невелико. В начале миграции в 2025 г. количество приплодов на одну взрослую самку составляло 0.9 особей, однако в третьей декаде июня этот показатель репродуктивного процесса увеличился до 1.6 особей. Данное обстоятельство говорит об окоте самок сайгаков и на территории Саратовского Заволжья, что подтверждают и наши опросные данные. В последней декаде июля, при обследовании всей территории распространения сайгаков в Саратовском Заволжье, этот показатель составил 1.5 особей. Скорее всего, данный факт можно объяснить некоторым отходом сеголеток. Количество взрослых самцов возрастает от 2.3% в первой декаде мая, до 6.7% в третьей декаде июня и до 8.3% в третьей декаде июля. Из этих данных можно сделать вывод, что миграция самцов растянута во времени, но их основная часть остается на территории Казахстана, что подтверждают наши наблюдения во время экспедиционных поездок в Западно-Казахстанскую область в 2011 – 2019 гг. по маршрутам Джанибек – Арал-сор и затем Джанибек – Борсы.

Ключевые слова: *Saiga tatarica*, Саратовское Заволжье, волго-уральская популяция, демографическая структура, весенне-летняя миграция

✉ Для корреспонденции. Лаборатория экологии наземных позвоночных степной зоны Саратовского филиала Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН.

ORCID и e-mail адреса: Опарин Михаил Львович: <https://orcid.org/0000-0002-9629-7579>, oparinml@mail.ru; Мамаев Асхат Борисович: <https://orcid.org/0000-0002-3810-6324>; asxat_86@mail.ru; Опарина Ольга Сергеевна: <https://orcid.org/0000-0001-5581-4122>, otis07@mail.ru; Сухов Сергей Валентинович: centurie@mail.ru.

ДЕМОГРАФИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ВОЛГО-УРАЛЬСКОЙ ПОПУЛЯЦИИ

Соблюдение этических норм. Исследования проводили без использования животных и без привлечения людей в качестве испытуемых.

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Для цитирования. Опарин М. Л., Мамаев А. Б., Опарина О. С., Сухов С. В. Демографическая структура волго-уральской популяции сайгаков (*Saiga tatarica* (Linnaeus, 1766)) (Bovidae, Mammalia), мигрирующих в Саратовское Заволжье // Поволжский экологический журнал. 2025. № 4. С. 452 – 460. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2025-4-452-460>

ВВЕДЕНИЕ

Изначально сайгак, как представитель мамонтовой фауны верхнего плейстоцена, еще в первой половине четвертичного периода был обычным видом, распространенным в степях и полупустынях Евразии от подножия Карпатских гор и Кавказа до Джунгарии и Монголии (Bannikov et al., 1961; Kirikov, 1966; Abaturov, 1984; Bannikov, Flint, 1989; Morrison et al., 2007). В настоящее время номинативный подвид *Saiga tatarica tatarica* существует в виде 4 изолированных популяций: северо-западного Прикаспия, волго-уральской, устюртской и бетпакдалинской (Zhirnov, 1982; Lushchekina et al., 2000; Lindeman et al., 2005; Abaturov, 2007; Harris et al., 2009; Salikhov, 2016; Order of the Ministry of Natural Resources..., 2021; Myrzabayev et al., 2024 и др.).

Волго-уральская популяция, как и другие популяции номинативного подвида сайгака, имеет сравнительно схожую динамику численности и демографическую структуру. В частности, многие авторы отмечают несколько катастрофических падений численности, последние из которых регистрировали в конце 1990-х гг. и массовый падеж 2010 – 2011 гг. (Lushchekina, 2010; Orynbayev et al., 2013 и др.). В настоящее время наблюдается устойчивый рост численности всех популяций, что сопровождается расширением ареалов и увеличением мигрирующих стад (Abaturov, 2007; Grachev et al., 2009; Salikhov, 2016; Karimova et al., 2021; Absatirov et al., 2025 и др.). Колебания численности популяций сайгаков разные авторы связывают с несколькими причинами: циклические популяционные волны, которые зависят от природных условий, хищничества и браконьерства, гибели самок и молодняка от различных эпизоотий, падежа истощенных после гона половозрелых самцов в неблагоприятный зимний период. В совокупности данные факторы приводят к изменению демографической структуры популяций сайгаков, что, в свою очередь, обуславливает динамику их численности в целом (Bukreeva, 2002; Abaturov, 2007; Abaturov et al., 2008; Neronov et al., 2013). В последние годы разрабатываются методы учета сайгаков с применением дистанционного зондирования (Rozhnov et al., 2014, 2024).

Цель настоящего исследования – определение демографической структуры мигрирующих в Саратовское Заволжье сайгаков волго-уральской популяции, а также их охота в Саратовской области.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для статьи послужили собственные наблюдения и опросные данные за период с 2011 по 2024 г. и данные наших полевых исследований, проведен-

ных в Саратовском Заволжье в период миграции сайгаков в первой декаде мая 2025 г., а затем в третьей декаде июня, когда сайгаки разбились на отдельные стада, и в третьей декаде июля практически по всей территории области, на которой распространились сайгаки. В мае и июне обследовались приграничные районы Саратовской области: Питерский, Новоузенский и Александрово-Гайский, а в июле уже вся территория распространения сайгаков в Саратовском Заволжье в Питерском, Новоузенском, Александрово-Гайском, Ершовском, Дергачевском и Озинском районах.

Демографическая структура стад сайгаков определялась нами по фотографиям, выполненным с помощью зеркальной фотокамеры с телеобъективом Pentax K-5 (Pentax Corporation, Япония). По фотографическим снимкам была определена общая демографическая структура стад сайгаков. Количество обработанных фотографий составило 98 в мае, 86 – в июне и 188 штук в июле. Общее количество обработанных фотографий – 372.

При статистической обработке материала определяли средние значения параметров, стандартное отклонение и размах варьирования (*min – max*). Для сравнения встречаемости особей на разных участках использовали *U*-критерий Манна – Уитни (Mann, Whitney, 1947).

Статистическая и графическая обработка данных выполнена с применением программ MS Excel 2000 (Microsoft Corp., USA) и Statistica 10 (Statsoft Inc., USA).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Распространение стад сайгаков в Саратовском Заволжье в 2025 г. представлено на рис. 1.

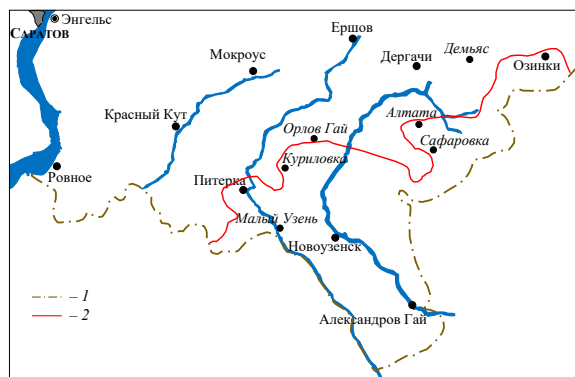


Рис. 1. Распространение сайгаков в Саратовском Заволжье летом 2025 г.: 1 – граница Саратовского Заволжья, 2 – северная граница распространения сайгаков

Fig. 1. Distribution of saiga antelopes in the Saratov Trans-Volga region in the summer of 2025: 1 – border of the Saratov Trans-Volga region, 2 – northern border of the saiga antelope range

Из данных, показанных на карте-схеме Саратовского Заволжья (см. рис. 1), видно, что сайгаки распространены на территории всех приграничных с Западно-Казахстанской областью Республики Казахстан районов: Питерского, Новоузенского, Александрово-Гайского и Озинского. При этом территории первых трех районов стада сайгаков занимают целиком, а в Озинском районе – лишь южную его половину. Кроме этого, сайгаки распространены в южных частях Дергачевского и Ершовского районов, а отдельные их группы проникают и в юго-восточную часть Краснокутского района.

ДЕМОГРАФИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ВОЛГО-УРАЛЬСКОЙ ПОПУЛЯЦИИ

Результаты камеральной обработки фотоматериалов позволили выявить демографическую структуру (самцы, самки, молодняк) мигрирующих сайгаков волго-уральской популяции на территории Саратовского Заволжья.

Весной в период активной миграции сайгаки, форсируя р. Малый Узень, проникают в Александрово-Гайский, Новоузенский и Питерский районы Саратовской области (рис. 2).

В это время основную долю в их группах составляли взрослые самки 52.4%, прибылые особи – 45.3% (0.9 особей на 1 самку ad), а взрослые самцы – 2.3% (рис. 3).

В конце мая активная фаза миграции заканчивается, и сайгаки рассредоточиваются группами разной численности по территории Саратовского Заволжья. Они занимают Александрово-Гайский, Новоузенский, Питерский и южную часть Озинского района, а также встречаются до р. Алтата в Дергачевском и на юго-востоке Краснокутского и Ершовского районов (см. рис. 1).

Результаты анализа фотоматериалов, полученных в третьей декаде июня 2025 г. в Питерском и Новоузенском районах, показали, что доля молодняка в это время составила 56.8% (1.6 особ. / самку ad), что говорит об окоте части самок сайгаков волго-уральской популяции на территории Саратовского Заволжья. Доля взрослых самцов увеличилась до 6.7%, что указывает на их растянутую миграцию на территорию описываемого региона, а доля взрослых самок составила 36.5% от общего количества особей (см. рис. 3).

В третьей декаде июля 2025 г. нами были проведены исследования на всей территории распространения сайгаков в Саратовском Заволжье (см. рис. 1), всего было проанализировано 188 фотографий. Результаты анализа фотоматериалов показали, что доля молодняка в этот период составила 55.4% (1.5 особ. / самку ad). Доля взрослых самцов увеличилась до 8.3%, а взрослых самок составила 36.3% (см. рис. 3).

Из полученных в третьей декаде июля данных в результате анализа 188 фотографий стад сайгаков можно сделать вывод, что миграция самцов сайгаков в Саратовское Заволжье низкими темпами продолжается в течение всего летнего периода, а количество прибылых на одну взрослую самку незначительно снижается, скорее всего, из-за отхода. Этот вывод подтверждается встречами трупов сеголетов и достаточно высокой числен-



Рис. 2. Форсирование сайгаками р. Малый Узень в окрестностях пос. Малый Узень Питерского района Саратовской области (фото А. Б. Мамаева)

Fig. 2. Saigas crossing the Maly Uzen River near the village of Maly Uzen in the Pitersky district of the Saratov region (photo by Askhat B. Mamayev)

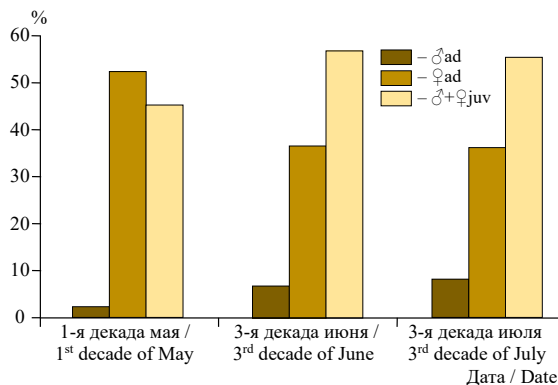


Рис. 3. Демографическая структура мигрирующих в Саратовское Заволжье сайгаков волго-уральской популяции в мае (1-я декада), июне (3-я декада) и июле (3-я декада) 2025 г.

Fig. 3. Demographic structure of saiga antelopes from the Volga-Ural population migrating to the Saratov Trans-Volga region in May (1st decade), June (3rd decade), and July (3rd decade) 2025

анализа можно сделать вывод, что активный окот волго-уральской популяции сайгаков осуществляется на территории Западно-Казахстанской области Республики Казахстан и продолжается в Саратовском Заволжье, по этой причине мигрируют яловые, беременные и окотившиеся самки сайгаков с приплодами. При этом лишь часть самцов волго-уральской популяции мигрирует вместе со стадами самок и молодняка, в основном они остаются в Западно-Казахстанской области Республики Казахстан. Во время наших экспедиционных поездок на указанную территорию Казахстана в период с 2011 по 2019 г. мы неоднократно видели многочисленные группы самцов сайгаков в районе солончаковых депрессий вокруг оз. Арал-Сор.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, проведенные нами полевые исследования на территории Саратовского Заволжья весной и летом 2025 г. позволили установить демографическую структуру мигрирующей в Саратовское Заволжье из Западно-Казахстанской области Республики Казахстан части волго-уральской популяции сайгаков. Анализ результатов показал некоторые различия в половой и возрастной структуре популяции сайгаков в период весенней миграции и летнего пребывания. Нужно сказать также, что в настоящий период времени существуют все предпосылки для роста численности описанной популяции сайгаков, так как на одну взрослую самку приходится до 1.6 сеголеток, против 1.4 особей приплодов в популяции Северо-Западного Прикаспия (Karimova et al., 2021), в которой также отмечается рост численности.

ностью как пернатых, так и четвероногих хищников в местах распространения сайгаков. Повышенную численность крупных хищных птиц в условиях депрессии численности малого суслика отмечают на территории Волго-Уральского междуречья в Казахстане, что связывают с высокой численностью популяции сайгаков (Shpigelman, Davygora, 2024; Magerratov et al., 2025).

Однако сравнительный анализ демографической структуры стад сайгаков весны и лета, с использованием *U*-критерия Манна – Уитни, не показал существенных статистических различий ($U = 15, p > 0.05$).

На основе проведенного

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

Abaturov B. D. *Mlekopitayushchie kak komponent ekosistemy (na primere rastitel'noyadnykh mlekopitayushchikh v polupustyne)* [Mammals as the Component of Ecosystems (Herbivore Mammals in Semi-arid Zones)]. Moscow, Nauka, 1984. 285 p. (in Russian).

Abaturov B. D. The population of saiga antelopes in Russia and the problems of its preservation. *Herald of the Russian Academy of Sciences*, 2007, vol. 77, no. 5, pp. 462–469. <https://doi.org/10.1134/S1019331607050036>

Abaturov B. D., Larionov K. O., Dzhapova R. R., Kolesnikov M. P. Feed quality and food availability for saiga antelopes (*Saiga tatarica*) in the conditions of regenerative vegetation change in the Chyonye Zempli of Kalmykia. *Zoologicheskii Zhurnal*, 2008, vol. 87, no. 12, pp. 1524–1530 (in Russian).

Absatirov G., Smagulov D., Bozymov K., Shalmenov M., Nassambayev Y., Yessengaliyev K., Baitlessova L., Girisgin A. O. Risks to the growth, conservation and management of the Ural saiga population. *Diversity*, 2025, vol. 17, article no. 595. <https://doi.org/10.3390/d17090595>

Bannikov A. G., Flint V. E. The order Artiodactyla. In: Sokolov V. E., ed. *Animal Life. Vol. 7: Mammals*. 2nd ed. Moscow, Prosveshchenie, 1989, pp. 493–495 (in Russian).

Bannikov A. G., Zhirnov L. V., Lebedeva L. S., Fandeev A. A. *Biologiya saigaka* [Biology of the Saiga Antelope]. Moscow, Sel'khozizdat, 1961. 336 p. (in Russian).

Bukreeva O. M. *The European saiga population (Saiga tatarica L.) and the factors determining its condition*. Thesis Diss. Cand. Sci. (Biol.). Moscow, 2002. 24 p. (in Russian).

Grachev Yu. A., Meldebekov A. M., Bekenov A. B. Number, structure and reproduction of saiga population in Kazakhstan. *Steppe Bulletin*, 2009, no. 27, pp. 47–50 (in Russian).

Harris G., Thirgood S., Hopcraft J. G. C., Crooms J. P. G. M., Berger J. Global decline in aggregated migrations of large terrestrial mammals. *Endangered Species Research*, 2009, vol. 7, pp. 55–76. <https://doi.org/10.3354/esr00173>

Karimova T. Yu., Lushchekina A. A., Neronov V. M. Saiga populations of Russia and Kazakhstan: Current status and retrospective analysis of some biological parameters. *Arid Ecosystems*, 2021, vol. 11, no. 2, pp. 164–172. <https://doi.org/10.1134/S2079096121020074>

Kirikov S. V. *Promyslovye zhivotnye, prirodnaya sreda, chelovek* [Commercial Animals, Natural Environment, and Man]. Moscow, Nauka, 1966. 348 p. (in Russian).

Lindeman, G. V., Abaturov, B. D., Bykov, A. V., Lopushkov, V. A. *Dinamika naseleniya pozvonochnykh zhivotnykh Zavolzhskoi polupustyni* [Dynamics of the Vertebrate Animal Population in Semidesert of the East of the Volga River]. Moscow, Nauka, 2005. 252 p. (in Russian).

Lushchekina A. A. Possible causes of saiga antelope deaths from pasteurellosis. *Saiga News*, 2010, iss. 11, pp. 3–4 (in Russian).

Lushchekina A. A., Kholodova M. V., Milner-Gulland E. J. Saiga: Living in arid environment. In: *Encyclopedia of Mammals*, Great Britain, 2000, pp. 258–262.

Magerramov Sh. V., Matrosov A. N., Bochamnikova T. A., Grazhdanov A. K., Martsokha K. S., Kuznetsov A. A., Sludsky A. A., Popov N. V. Decrease in the population of the small ground squirrel – *Spermophilus pygmaeus* Pallas, 1779 (Rodentia, Sciuromorpha, Sciuridae) in the Volga–Ural steppe natural focus of plague. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2025, no. 1, pp. 48–63 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2025-1-48-63>

Mann H. B., Whitney D. R. On a test of whether one of two random variables is stochastically larger than the other. *The Annals of Mathematical Statistics*, 1947, vol. 18, no. 1, pp. 50–60.

Morrison J. C., Sechrest W., Dinerstein E., Wilcove D. S., Lamoreux J. F. Persistence of large mammal faunas as indicators of global human impacts. *Journal of Mammalogy*, 2007, vol. 88, iss. 6, pp. 1363–1380. <https://doi.org/10.1644/06-MAMM-A-124R2.1>

Myrzabayev A., Ibraibekov Z., Bodeev M., Britko V., Yelshina K., Tilla Z., Gongalsky K. The current state of the saiga (*Saiga tatarica* L.) population in Betpak-Dala (Kazakhstan). *Acta*

Scientiarum. Animal Sciences, 2024, vol. 46, no. 1, article no. e69380. <https://doi.org/10.4025/actascianimsoci.v46i1.69380>

Neronov V. M., Dubinin M. Yu., Karimova T. Yu., Lushchekina A. A., Arylova N. Yu. Current state and prospects of preserving saiga antelope in northwest Pre-Caspian region. *Arid Ecosystems*, 2013, vol. 3, no. 2, pp. 57–64. <https://doi.org/10.1134/S2079096113020078>

Order of the Ministry of Natural Resources of Russia dated August 11, 2021 No. 30-r "On Approval of the Strategy for the Conservation of Saiga Antelope in the Russian Federation". Moscow, Ministry of Natural Resources of Russia, 2021. 45 p. (in Russian).

Orynbayev M. B., Rystayeva R. A., Kerimbayev A. A., Kopeev S. K., Kospanova M. N., Kydyrbayev Zh. K. Cases of mass mortality among saiga antelopes of the Ural population in Kazakhstan. *Actual Questions of Veterinary Biology*, 2013, no. 1 (17), pp. 20–26 (in Russian).

Rozhnov V. V., Yachmennikova A. A., Dobrynin D. V. On possibility to identify the saiga antelope (*Saiga tatarica*) on very-high resolution satellite images. *Doklady Biological Sciences*, 2014, vol. 459, pp. 358–362. <https://doi.org/10.1134/S0012496614060118>

Rozhnov V. V., Salman A. L., Yachmennikova A. A., Lushchekina A. A., Salman P. A. Automated identification and counting of saigas (*Saiga tatarica*) by using deep convolutional neural networks in high-resolution satellite images. *Biology Bulletin*, 2024, vol. 51, iss. 5, pp. 1407–1421. <https://doi.org/10.1134/S1062359024608784>

Salikhov T. K. Current status Ural saiga population in design of State Nature Reserve "Bokeyorda" West Kazakhstan region. *Hydrometeorology and Ecology*, 2016, no. 4, pp. 147–156 (in Russian).

Shpigelman M. I., Davygora A. V. Trophic connections of large faired predators with saiga of the Volga-Ural population in conditions of its number growth. *Steppe Science*, 2024, no. 2, pp. 79–95 (in Russian). <https://doi.org/10.24412/2712-8628-2024-2-79-95>

Zhirnov L. V. *Vozvrashchennyye k zhizni (ekologiya, okhrana i ispol'zovanie saigakov)* [Brought Back to Life (Ecology, Protection and Use of Saigas)]. Moscow, Lesnaya promyshlennost', 1982. 224 p. (in Russian).

**Demographic structure of the Volga-Ural population
of saiga antelopes (*Saiga tatarica* (Linnaeus, 1766)) (Bovidae, Mammalia)
migrating to the Saratov Trans-Volga region**

M. L. Oparin ^{1✉}, A. B. Mamaev ¹, O. S. Oparina ¹, S. V. Sukhov ²

¹ *Saratov Branch of A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution,
Russian Academy of Sciences*

24 Rabochaya St., Saratov 410028, Russia

² *Committee of Hunting and Fishing of the Saratov Region
45/51 Universitetskaya St., Saratov 410012, Russia*

Received: August 19, 2025 / revised: September 9, 2025 / accepted: September 10, 2025 / published: December 17, 2025

Abstract: The demographic structure of the Volga–Ural population of saigas migrating to the Saratov Trans-Volga region is shown. It has been established that animals from the West Kazakhstan region (Republic of Kazakhstan) appear in the border areas of the Saratov Trans-Volga region in the second and third decades of April, depending on the weather conditions of specific years. At the end of May, migration mainly ends, and the animals split into groups and spread across a number of areas in the Saratov Trans-Volga region. According to our observations and survey data, between 2011 and the early 2020s, the number of saigas entering the Saratov Trans-Volga region in spring ranged from several thousand to tens of thousands. In recent years, as the entire population has grown, this figure has increased to several hundred, and in 2025, to many hundreds of thousands of individuals. According to our observations, both females with calves born in Kazakhstan and pregnant and barren females migrate to the region. The number of males migrating together with herds of females is small. At the beginning of migration in 2025, the number of arrivals per adult female was 0.9 individuals, but this reproductive rate increased to 1.6 individuals in the third decade of June. This circumstance indicates the calving of female saigas in the Saratov Trans-Volga region, which is confirmed by our survey data. In the last decade of July, when the entire territory of saiga distribution in the Saratov Trans-Volga region was surveyed, this indicator was 1.5 individuals. Most likely, this fact could be explained by some departure of yearlings. The number of adult males increases from 2.3% in the first ten days of May to 6.7% in the third ten days of June and to 8.3% in the third ten days of July. From these data, we can conclude that the migration of males is spread out over time, but most of them remain in Kazakhstan, which is confirmed by our observations during expedition trips to the West Kazakhstan region in 2011–2019 along the Zhanybek–Aralsor and then Zhanybek–Borsy routes.

Keywords: *Saiga tatarica*, Saratov Trans-Volga region, Volga-Ural population, demographic structure, spring–summer migration

Ethics approval and consent to participate: This work does not contain any studies involving human and animal subjects.

✉ *Corresponding author:* Laboratory of Ecology of Terrestrial Vertebrates of the Steppe Zone, Saratov branch of A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Russia.

ORCID and e-mail addresses: Mikhail L. Oparin: <https://orcid.org/0000-0002-9629-7579>, oparinml@mail.ru; Askhat B. Mamaev: <https://orcid.org/0000-0002-3810-6324>; acxat_86@mail.ru; Olga S. Oparina: <https://orcid.org/0000-0001-5581-4122>, otis07@mail.ru; Sergey V. Sukhov: centurie@mail.ru.

М. Л. Опарин, А. Б. Мамаев, О. С. Опарина, С. В. Сухов

Competing interests: The authors have declared that no competing interests exist.

For citation: Oparin M. L., Mamaev A. B., Oparina O. S., Sukhov S. V. Demographic structure of the Volga-Ural population of saiga antelopes (*Saiga tatarica* (Linnaeus, 1766)) (Bovidae, Mammalia) migrating to the Saratov Trans-Volga region. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2025, no. 4, pp. 452–460 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2025-4-452-460>

Оригинальная статья

УДК 581.426.2

<https://doi.org/10.35885/1684-7318-2025-4-461-480>

РЕКОНСТРУКЦИЯ ИСТОРИИ НАРУШЕНИЙ ЧЕРНИЧНО-СФАГНОВЫХ ЕЛЬНИКОВ В ЦЕНТРАЛЬНО-ЛЕСНОМ ЗАПОВЕДНИКЕ

М. Ю. Пукинская

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Россия, 197376, г. Санкт-Петербург, ул. Проф. Попова, д. 2

Поступила в редакцию 19.08.2024 г., после доработки 28.06.2025 г., принята 30.06.2025 г., опубликована 17.12.2025 г.

Аннотация. Представлено исследование чернично-сфагновых ельников (из *Picea abies* (L.) H. Karst.) в Центральном-Лесном заповеднике (Тверская область, подзона южной тайги). Пробные площади охватили 7 км² лесного массива. На всех пробных площадях были обнаружены угли. Реконструкция истории нарушений по кернам ели показала, что обследованная территория подвергалась пожарам высокой интенсивности в 1770 – 1780-е гг. и 1840 – 1870-е гг. Кроме того, часть елового массива испытала крупные ветровальные нарушения в 1900-х гг. (реконструкция), в 1987, 1996 и 2017/2018 гг., а также массовое усыхание в 2010 – 2020-х гг. За последние 250 лет прослеживается снижение частоты пирогенных нарушений и увеличение ветровальных. Редкость пожаров со второй половины XX в. – очевидный результат охраны заповедной территории. Период от последнего выявленного крупного нарушения до частичной или полной гибели древостоя (в настоящее время) составил в среднем 150 лет. Судя по таксационным описаниям 1939 г. в древостоях 17 из 20 пробных площадей (85%) ель доминировала уже через 70 лет после крупного нарушения (в основном после пожара), а в дальнейшем, за последующие 80 лет, соотношение ели и лиственных пород в древостое изменилось с 8:2 до 9:1. В моховом покрове за этот период произошла смена доминантов – *Polytrichum commune* Hedw. на *Sphagnum girgensohnii* Russ. За 250-летнюю историю обследованного елового массива разновозрастная структура древостоя не была достигнута. Через 150 лет после последних крупных нарушений в возрастной структуре выделяются два основных поколения ели, то есть на южной границе таежной зоны, говоря об устойчивости коренных древостоев, можно говорить только об устойчивом (непрерывном) существовании ельника на данной территории, которое определяется возможностью его самовозобновления. В настоящее время в Центральном-Лесном заповеднике присутствуют большие площади еловых молодняков на месте ураганных вывалов и участки сплошного усыхания древостоя ели. Такие леса пожароопасны, поэтому на современном этапе динамики еловых лесов Центрального-Лесного заповедника крайне важна охрана леса от пожаров.

Ключевые слова: динамика еловых лесов, реконструкция истории нарушений древостоев, *Picea abies* (L.) H. Karst., Центрально-Лесной заповедник, пирогенные сукцессии

Финансирование. Работа выполнена в рамках темы государственного задания Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН по теме «Растительность Европейской России и северной Азии: разнообразие, динамика, принципы организации» (№ 121032500047-1).

✉ Для корреспонденции. Лаборатория общей геоботаники Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН.

ORCID и e-mail адрес: Пукинская Мария Юрьевна: <https://orcid.org/0000-0002-3493-2418>, pukinskaya@gmail.com.

Соблюдение этических норм. Исследования проводили без использования животных и без привлечения людей в качестве испытуемых.

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Для цитирования. Пукинская М. Ю. Реконструкция истории нарушений чернично-сфагновых ельников в Центральном-Лесном заповеднике // Поволжский экологический журнал. 2025. № 4. С. 461 – 480. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2025-4-461-480>

ВВЕДЕНИЕ

Изучение истории древостоев длительно охраняемых природных территорий имеет большое значение для понимания естественного развития лесов, их изменений и устойчивости.

Центрально-Лесной заповедник (ЦЛЗ) был основан в 1931 г. как эталон южнотатаежных ельников. В последние несколько десятилетий, на фоне потепления климата, в ЦЛЗ происходит усиление позиций неморальных трав и широколиственных пород в зональных типах ельника. Ель плохо возобновляется, еловый подрост угнетается широколиственными породами. Во многих случаях кислично-неморальные ельники сменяются на елово-широколиственный лес с преобладанием липы и клена (Pukinskaya, 2021), то есть в настоящее время ельники на дренированных участках не являются заключительной стадией динамики. Неморализацию, как динамический тренд, также отмечает А. А. Маслов в еловых лесах Подмосковья (Maslov, 1995). Результаты исследования лесовозобновления в Северной Америке в связи с глобальным потеплением показали смещение зональных границ с юга на север (Fisichelli et al., 2014).

Чернично-сфагновые ельники являются интразональными в подзоне южной тайги (Karpov, Shaposhnikov, 1983; Volkov, Shaposhnikov, 2012). Отличительная особенность этих ельников – близкое к поверхности расположение корней ели, связанное с длительными периодами избыточного увлажнения. Основные сосущие корни ели в этом типе леса сосредоточены в 20-сантиметровом сфагновом очесе. По многолетним исследованиям В. И. Абрашко, эта особенность обуславливает повышенную уязвимость елового древостоя сфагновых ельников как к аномально избыточному количеству, так и к дефициту осадков (Abrazhko, 1988). С другой стороны, в чернично-сфагновых ельниках возобновление ели происходит наиболее успешно.

С 2011 г. мы были свидетелями постепенного и прогрессирующего усыхания ели в спелых древостоях чернично-сфагновых ельников. Это усыхание происходило на фоне повышения летних температур (Sergeev, Prokofieva, 2021) и увеличения численности короёда-типографа. В связи с продолжающимся потеплением климата риски крупных нарушений возрастают (Seidl et al., 2020) и усыхание еловых лесов будет усиливаться. Между тем дальнейшая судьба чернично-сфагновых ельников во многом определяет будущее еловых лесов в современной подзоне южной тайги. Для понимания устойчивости и возможностей самовосстановления чернично-сфагновых ельников, а также для оценки долгосрочных перспектив их

участия в структуре южнотаежных лесов необходимо изучение истории их формирования. В этом и состоит актуальность нашего исследования.

Целью работы было выяснение происхождения и развития древостоев чернично-сфагновых ельников ЦЛЗ. В задачи исследования входило: выявление породного состава древостоя, возрастной структуры древостоя, особенностей хода роста елей в течение жизни, наличия углей в почве, оценка численности и жизненности подроста лесообразующих древесных пород.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Центрально-Лесной Государственный природный биосферный заповедник расположен на водоразделе, в верховьях рек Волга и Западная Двина, в подзоне южной тайги (Safronova, Yurkovskaya, 2015). Заповедник расположен на заболоченной равнине, что обуславливает неустойчивость водного режима. Интенсивное изучение чернично-сфагновых ельников в ЦЛЗ мы начали в 2012 г., когда после засушливого 2010 г. (Malakhova, Lyamtsev, 2014) появились очаги усыхания в значительном количестве (Pukinskaya, 2016). К 2019 г. многие из них расширились и слились в сплошное усыхание. Исследование усыхающих ельников проводилось по 2023 г. Пробные площади (ПП) в очагах усыхания (ОУ) закладывались по мере образования очагов или их расширения. Пробные площади с живым древостоем закладывались стандартного размера (400 м²), размер пробной площади в очагах усыхания соответствовал размеру очага. Всего в работе использованы данные по 22 пробным площадям, расположенным на площади 7 км² (рис. 1).

На пробных площадях выполнено описание травяно-кустарничкового яруса и подлеска, проведен пересчет подроста древесных пород, кернение живых или недавно усохших модельных деревьев разного возраста и размера, сохранившихся в очагах усыхания, обследовалась фитопатологическая обстановка. Высота верхнего яруса древостоя составляет 25 – 30 м. К подросту относили ели от 0,3 до 8 м высотой, не превышающей 1/4 высоты древостоя (ГОСТ 18486-87..., 1988). Керны брали на высоте уровня груди (у.г., 130 см). У

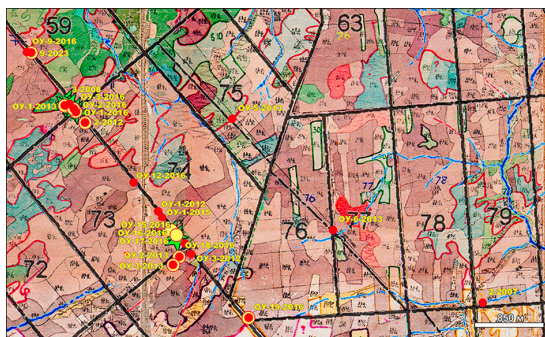


Рис. 1. Карта-схема расположения пробных площадей в Центрально-Лесном заповеднике на плане лесонасаждений 1939 г. На квартальной сетке крупными черными цифрами указаны современные номера кварталов заповедника; ● – помечены пробные площади с выявленными гарями XVIII в., ● – с выявленными гарями XIX в., ★ – с выявленными ветровалами 1900-х гг.

Fig. 1. Map showing the location of sample plots in the Central Forest Reserve on the 1939 forest planting plan. On the quarterly grid, the modern numbers of the reserve's quarters are indicated in large black numbers; ● – sample plots with identified fires of the 18th century are marked, ● – with identified fires of the 19th century, ★ – with identified windfalls of the 1900s

сухостоя в небольших очагах усыхания брали керны у всех елей, в больших – пропорционально представленности стволов разной толщины. В дополнение брались керны примесных пород – сосны (все имеющиеся), березы и осины – выборочно (буримые). Всего взято 180 кернов ели, 3 осины, 2 сосны и 1 березы. На пробных площадях определялось наличие, количество и размер углей по нескольким почвенным прикопкам (преимущественно под корнями выпавших деревьев). Для оценки фитоценотической значимости видов нижних ярусов использовались встречаемость и коэффициент участия (Tikhodeeva, Lebedeva, 2015). Измерение радиальных приростов елей по кернам проводилось при помощи бинокля (с точностью до 0.1 мм).

При статистической обработке проводилась проверка на нормальность распределения выборок с помощью *W*-теста Шапиро – Уилка. При выявлении отклонения от нормального распределения использовали критерий Манна – Уитни, с достоверностью различий на 5% уровне значимости. Подготовительную обработку и анализ данных проводили в приложении Microsoft Office Excel 2010 (Microsoft Corp., USA) и при помощи пакета статистических программ Statistica 8.0 (Statsoft Inc., USA).

Для реконструкции истории нарушений в старовозрастных ельниках мы использовали следующие признаки: количество и размер углей; породный состав древостоя; выраженность основных поколений в древостое; наличие и синхронность «освобождений»; начальные приросты елей и ход роста ели в первые десятилетия на у.г. К «освобождениям» («release», Lorimer, Frelich, 1989) мы относили ускорение роста ели в 2 и более раз, если до «освобождения» средний радиальный прирост составлял менее 2 см/10 лет; в 1.5 и более раз – при исходных приростах 2 и более см/10 лет.

Оценивая природу нарушений прошлого, вызвавших появление основного поколения ели в древостоях, мы исходили из следующих закономерностей. В формирующихся на сплошных вывалах в ЦЛЗ древостоях более 90% составляют ели предварительного возобновления (поселившиеся до урагана), а на гарях преобладают ели последующего возобновления (послепожарные) (Pukinskaya, 2009, 2024). Предварительный подрост, выросший под пологом ельника, характеризуется начальным периодом угнетения, который после крупного нарушения сменяется периодом ускоренного роста. Кривые хода роста таких елей демонстрируют синхронный резкий подъем (release), а через 1-2 десятилетия – снижение приростов (рис. 2, а). Ели последующего возобновления не имеют начального периода угнетения, их радиальные приросты в начале жизни быстро увеличиваются, и к моменту достижения подростом высоты у.г. уже достигают максимума, а затем радиальные приросты снижаются, то есть ели последующего возобновления имеют нисходящие кривые хода роста по радиусу в первые десятилетия на у.г. (см. рис. 2, б).

Преобладание в основном поколении древостоя предварительного или последующего возобновления ели (отличающегося ходом роста) указывает на природу нарушения.

Начальные приросты елей в разных лесорастительных условиях (под пологом елового древостоя, в окнах, на сплошных вывалах, на полянах, на гарях) изучались

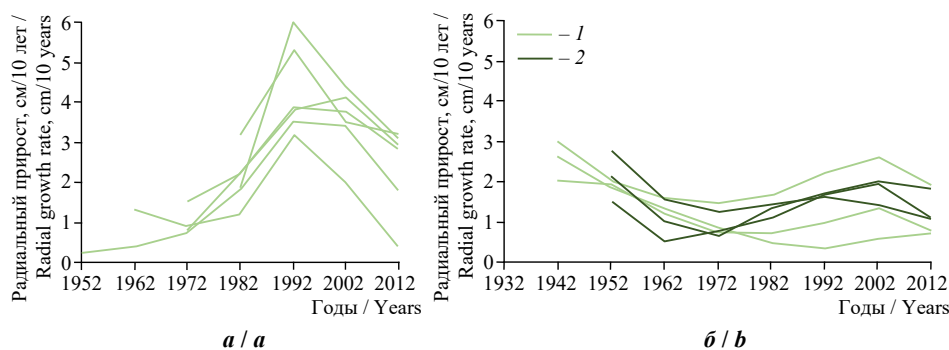


Рис. 2. Ход роста елей разного происхождения в Центральном-Лесном заповеднике: *а* – предварительное возобновление ели (на месте ураганного вывала 1987 г.), *б* – последующее возобновление ели (на гарях 1910-х (1) и 1920-х гг. (2)). Каждая линия отражает рост одного дерева

Fig. 2. Growth of spruce trees of various origins in the Central Forest Reserve: *a* – preliminary renewal of spruce (at the site of the 1987 hurricane fall), *b* – subsequent renewal of spruce (on the fires of the 1910s (1) and 1920s (2)). Each line reflects the growth of one tree

нами ранее (Pukinskaya, 2009, 2020a, b, 2024). Дополнительные данные мы получили на гарях 1910-х и 1920-х гг. (датированных в материалах лесоустройства ЦЛЗ 1939 г.). Обобщенные результаты приведены в табл. 1.

Таблица 1. Начальные радиальные приросты на у.г. *Picea abies* (L.) Н. Karst. в Центральном-Лесном заповеднике

Table 1. Initial radial growth rates at breast height of *Picea abies* (L.) Н. Karst. in the Central Forest Reserve

| Лесорастительные условия / Forest conditions | Радиальный прирост в первые 10 лет на уровне груди (130 см), см / Radial growth in the first 10 years at breast height (130 cm), cm |
|---|---|
| Под пологом разреженного леса и в окнах ельника / Under the canopy of a sparse forest and in the gaps | 1.4 (0.3 – 2.2) <i>n</i> = 39 |
| На сплошном вывале 1987 г. / At total windfalls 1987 г. | 2.2 (0.5 – 5.0) <i>n</i> = 53 |
| На сплошном вывале 1996 г. / At total windfalls 1996 г. | 3.5 (2.4 – 4.9) <i>n</i> = 27 |
| На гарях / In the burnt area | 2.0 (0.5 – 5.0) <i>n</i> = 89 |

Примечание. В графе радиального прироста первая цифра – среднее значение, в скобках – диапазон значений, *n* – количество моделей.

Note. In the radial growth graph, the first digit is the average value, the range of values in parentheses, and *n* is the number of models.

Начальные радиальные приросты (в первое десятилетие на у.г.) у подростка ели на обследованных датированных гарях ЦЛЗ (где ель заселялась одновременно с мелколиственными породами) сходны и составляют в среднем 2.0 см/10 лет. По абсолютной величине они значительно и достоверно отличаются от приростов елей, развивающихся под пологом леса и в окнах ельника (диаметром 20 – 40 м) (табл. 2, рис. 3, *а*).

Таблица 2. Достоверность отличий начальных радиальных приростов ели на у.г. у сравниваемых пар лесорастительных условий**Table 2.** Reliability of differences in the initial radial increments of spruce at breast height in the compared pairs of forest conditions

| Лесорастительные условия / Forest conditions | Объем выборки, n / Sample size, n | Тест Шапиро – Уилка $W(p)$ / Shapiro–Wilk $W(p)$ test | | Тест Манна – Уитни $U(p)$ / Mann–Whitney $U(p)$ test | | |
|--|--|--|---------|---|------|-----------------|
| | | W | p | Сумма рангов / Rank sum | U | P |
| Окна и полог разреженного леса / Gaps and sparse forest | 39 | 0.97352 | 0.47820 | 1809 | 1029 | 0.000250 |
| Гарь / Burning | 89 | 0.93621 | 0.00028 | 6448 | | |
| Сплошной вывал 1996 / Total windfalls 1996 | 27 | 0.97343 | 0.694 | 2501 | 280 | 0.000000 |
| Гарь / Burning | 89 | 0.93621 | 0.00028 | 4285 | | |
| Сплошной вывал 1987 / Total windfalls 1987 | 53 | 0.96975 | 0.19697 | 4137 | 2011 | 0.142732 |
| Гарь / Burning | 89 | 0.93621 | 0.00028 | 6016 | | |

Примечание. Жирным шрифтом выделены значения при $p < 0.05$.

Note. Values with $p < 0.05$ are highlighted in bold.

Основным отличительным признаком древостоев, формирующихся на сплошном вывале, являются синхронные «освобождения». Если после урагана сохраняется только мелкий еловый подрост (до 1.5 м), то и начальные приросты на у.г. достоверно отличаются от приростов в других лесорастительных условиях (см. табл. 1, 2; вывал 1996 г.). Если же сохраняется и крупный подрост (при неполном вывале), то различия средних начальных приростов не достоверны (см. табл. 1, 2; вывал 1987 г.).

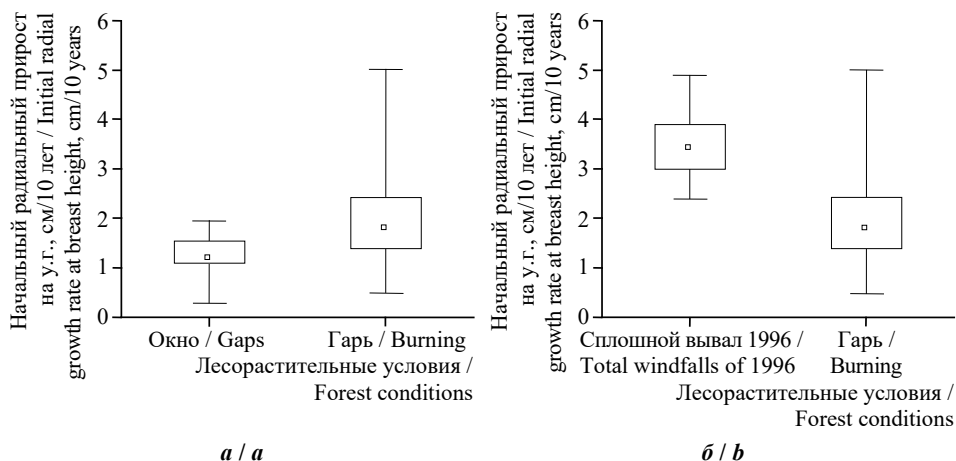


Рис. 3. Сравнение радиальных приростов подростка ели в первые 10 лет на у.г. в разных лесорастительных условиях: а – в окнах и на гарях; б – на сплошном ураганном вывале 1996 г. и на гарях

Fig. 3. Comparison of radial growth of spruce undergrowth in the first 10 years at breast height in various forest conditions: а – in gaps and burning; б – at total windfalls of 1996 and burning

При датировке крупных нарушений мы использовали время «освобождения» елей, переживших нарушение, а в случае отсутствия таких данных – время появления основного поколения. Нужно сказать только, что почти половина переживших пожар елей проявляют признаки «освобождения» с задержкой около 10 лет. Как показал мониторинг, на гари 1999 г. в ЦЛЗ наибольшее количество всходов ели появилось на 5 – 6-й год, а в целом процесс заселения елью гари занял около 20 лет (Pukinskaya, 2024). Сходные сроки заселения гари елью приводят и другие авторы (Melekhov, 1933; Fedorchuk, Dmitrov, 1971; Engelmark, 1993; Melekhov et al., 2007). Высоты у.г. послепожарный подрост ели достиг в среднем за 15 лет. Исходя из этого, при датировке старой гари к возрасту на у.г. старшего дерева основного поколения ели мы прибавляли 20 лет.

Распространенный метод датировки пожаров по огневым поранениям в условиях южнотажных ельников ЦЛЗ неприменим. Примесь сосны здесь очень редка, а ели с пожарными шрамами не сохраняются (на 25-летней гари такие ели единичны и уже гнилые).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Почвенные прикопки в фоновых участках и под корнями выпавших деревьев верхнего яруса показали наличие углей на всех 22 обследованных пробных площадях. При этом много крупных углей обнаружено на 16 из них. Таким образом, все обследованные нами древостои чернично-сфагновых ельников – послепожарного происхождения.

Травяной покров и подлесок на пробных площадях. Травяно-кустарничковый покров в чернично-сфагновых ельниках довольно беден, в среднем – 7 видов на ПП. Всего на пробных площадях представлено 19 видов: *Carex digitata* L., *C. chondrorrhiza* Ehrh. ex L. f., *C. globularis* L., *Dryopteris carthusiana* (Will.) H. P. Fuchs, *Dryopteris expansa* (C. Presl) Fraser-Jenkins et, *Equisetum sylvaticum* L., *Goodyera repens* (L.) R. Br., *Linnaea borealis* L., *Luzula pilosa* (L.) Willd., *Lycopodium annotinum* L., *Majanthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt, *Melampyrum pratense* L., *Orthilia secunda* (L.) House, *Oxalis acetosella* L., *Rubus saxatilis* L., *Solidago virgaurea* L., *Trientalis europaea* L., *Vaccinium myrtillus* L., *V. vitis-idaea* L. Наибольший коэффициент участия имеют *V. myrtillus*, у которой он составляет 67%, и *V. vitis-idaea* (9%), у остальных видов он не превышает 3%. В моховом ярусе на всех ПП доминирует *Sphagnum girgensonii* Russ. Среднее проективное покрытие подлеска на пробных площадях (при первом обследовании) составляло 12%, доминирует *Sorbus aucuparia* L.

При сравнении современных доминантов напочвенного покрова с преобладающими видами, указанными в таксационных выделах лесоустройства 1939 г., заметно увеличение участия сфагнума и снижение – зеленых мхов, в том числе кукушкина льна. Так, из 12 ПП, по которым есть сравнимые данные, в 1939 г. на 4 ПП сфагнум указан «пятнами» или «латками», а еще на 4 ПП вовсе не упомянут, в то время как упомянуты в качестве доминантов «блестящие мхи» на 7 ПП и «политрихум» на 5 ПП. Сейчас на всех ПП доминирует *Sph. girgensonii*, его коэффициент участия составляет 86%, а суммарное участие *Hylocomium splendens* (Hedw.)

BSG, *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt. и *Polytrichum commune* Hedw. – 8%. Такие изменения за 80 лет могут быть как результатом заболачивания, так и результатом постепенного восстановления напочвенного покрова после пожаров. Метеорологические исследования на территории ЦЛЗ за последние 30 лет показали устойчивую тенденцию к увеличению количества осадков и летних температур (Sergeev, Prokofieva, 2021).

Древостой и подрост на пробных площадях. По составу древостои 11 пробных площадей из 22 представляли собой ельники с небольшой примесью березы и осины, на 10 ПП примесь березы и осины была значительной (от 2 до 3 единиц в составе), на 1 ПП (9-2023) древостой был смешанный (табл. 3).

Большое участие пионерных пород в древостое указывает на крупные нарушения в прошлом. Однако небольшая продолжительность жизни березы и осины в ЦЛЗ и их фаутиность не позволяют датировать давние нарушения.

В древостоях 17 пробных площадей выражены по 1-2 основных поколения ели (табл. 4). При этом начальные радиальные приросты елей на у.г. и ход роста в

Таблица 3. Породный состав древостоя и еловый подрост на пробных площадях
Table 3. Species compositions of the tree stand and spruce undergrowth at the sample plots

| № ПП / No. of sample plot | Состав древостоя / Composition of the spruce stand | | Год обследования / Year of our survey | Подрост ели / Spruce undergrowth | |
|---------------------------|--|--|---------------------------------------|---|-----------------------|
| | по таксации 1939 г. / according to the 1939 taxation | в год первого обследования / in the year of our first survey | | Количество, тыс. шт./га / Quantity, thousand trees/ha | Высота, м / Height, m |
| ПП-2-2007 | 8Е1Б1Ос | 9Е0.5Ос0.5Б | 2007 2022 | 13.5 | 0.5–3(5) 5–6 |
| ОУ-3-2012 | 7Е2Б1Ос | 7Е3Ос | 2008 | 25.6 | 0.3–3(4) |
| ОУ-1-2012 | 8Е2Ос | 10Е+Б+Ос | 2012 | 2 | 5–8 |
| ПП-2-2012 | 8Е2Ос+Б | 10Е+Ос+Б | 2012 | 10 | 1–6 |
| ОУ-2-3-2013 | 10Е+Б,С | 8Е2Ос | 2013 | 8–13 | 1.5–3 |
| ОУ-5-2013 | 7Е3Ос | 7Е3Ос+Б | 2013 | 13.2 | 0.4–1.8 |
| ОУ-6-2013 | 4Е3Ос3Б | 8Е2Ос+Б | 2013 | 14–20 | 0.5–2.5(6) |
| ОУ-1-2015 | 8Е2Ос | 9Е1Б | 2015 | 14 | 0.5–1.5 |
| ОУ-9-2016 | 9Е1Б | 9Е1Б | 2016 | 8.4 16–20 | 1–5(8) 0.5–3 |
| ОУ-12-2016 | 9Е1Ос+Б | 10Е | 2016 | 8 | |
| ОУ-18-2016 | | 8Е2Б | 2016 | 10 | 0.2–1.5(2.5) |
| ОУ-19-2016 | 5Е3Б1Ос1Олч+Олс+Кл | 10Е | 2016 | 2 | 0.3–7 |
| ОУ-15-16-2016 | 9Е1Ос | 8Е2Ос | 2016 | 7–12 | 0.5–1.5 |
| ОУ-17-2016 | 8Е1Ос1Б | 8Е2Ос+Б | 2016 2023 | 12 17.5 | 0.5–4 1.4–7 |
| ПП-9-2023 | 9Е1Б | 3С3Б2Ос2Е | 2023 | 5 | 0.2–2(8) |
| ПП-3-2008 | 9Е1Б | 9.5Е0.5Б | 2008 | 10 | 0.3–3 |
| ОУ-1-2013 | 8Е2Б | 7Е1.5Ос1.5Б | 2013 | 7.6 | 1.5–5 |
| ОУ-1-2-2016 | | 10Е+Ос | 2016 | 6 | 0.5–2.5(4) |
| ОУ-3-2016 | 8Е2Б | 10Е+Ос | 2016 | 6 | 0.5–4 |

Примечания. Е – *Picea abies*, Б – *Betula pendula*×*B. pubescens*, Ос – *Populus tremula* L. В графе «Подрост ели (Высота, м)» указан диапазон преобладающей высоты подроста, а в скобках – максимальная высота.

Notes. Е – *Picea abies*, Б – *Betula pendula*×*B. pubescens*, Ос – *Populus tremula* L. The column “Spruce undergrowth (Height, m)” indicates the range of the prevailing height of the undergrowth, with the maximum height in parentheses.

РЕКОНСТРУКЦИЯ ИСТОРИИ НАРУШЕНИЙ ЧЕРНИЧНО-СФАГНОВЫХ ЕЛЬНИКОВ

первые десятилетия указывают на послепожарное происхождение (рис. 4, а, б, г) основных поколений на 20 ПП и послеветровальное (см. рис. 4, в) – на 8 ПП (табл. 5).

Таблица 4. Возрастной состав древостоя на пробных площадях

Table 4. Age composition of the tree stand at the sample plots

| № ПП / No. of sample plot | Размер пробной площади, м ² / Size of the sample plot, m ² | Количество модельных елей, шт. / Number of model spruce, pcs. | Угли / Coals | Возрастной состав елового древостоя / Age composition of the spruce stand |
|---------------------------|--|---|--------------|--|
| ПП-2-2007 | 400 | 9 | ++ | 1Е ₁₉₃ 1Е ₁₂₉ 7Е₉₉₋₁₁₃ 0.5 1.0 2.1 |
| ОУ-3-2012 | 700 | 14 | ++ | 3Е ₁₅₉₋₁₈₉ 10Е₁₀₀₋₁₂₆ 1Е ₆₉ 1.0 2.6 3.1 |
| ОУ-1-2012 | 200 | 5 | + | 5Е₁₀₁₋₁₃₀ 2.6 |
| ПП-2-2012 | 400 | 5 | + | 1Е ₂₁₉ 1Е ₁₇₂ 3Е₁₁₀₋₁₃₃ 3.0 1.2 1.9 |
| ОУ-2-3-2013 | 1600 | 26 | ++ | 3Е₂₀₀₋₂₀₈ 5Е₁₈₀₋₁₉₀ 3Е ₁₆₅₋₁₇₄ 3Е ₁₄₄₋₁₅₇ 11Е₁₁₄₋₁₃₄ 1Е ₈₃ 1.8 2.1 1.1 1.2 1.7 3.2 |
| ОУ-5-2013 | 1300 | 14 | + | 5Е ₁₃₇₋₁₇₀ 3Е ₁₁₅₋₁₂₅ 6Е₈₇₋₁₁₂ 1.3 0.8 1.7 |
| ОУ-6-2013 | 700 | 17 | ++ | 2Е ₂₁₁₋₂₁₉ 15Е₁₀₅₋₁₃₀ 1.3 1.7 |
| ОУ-1-2015 | 2000 | 11 | ++ | 2Е ₂₄₁₋₂₃₄ 3Е ₁₅₈₋₁₈₀ 6Е₁₅₀₋₁₂₈ 0.6 0.8 1.9 |
| ОУ-9-2016 | 300 | 7 | ++ | 6Е₁₃₇₋₁₅₇ 1Е ₁₂₄ 1.3 1.2 |
| ОУ-12-2016 | 200 | 5 | + | 5Е₁₄₄₋₁₅₀ 1.7 |
| ОУ-18-2016 | 600 | 8 | ++ | 2Е ₂₁₄₋₂₄₇ 3Е ₁₃₅₋₁₄₈ 3Е ₁₁₈₋₁₂₇ 1.3 0.8 1.6 |
| ОУ-19-2016 | 200 | 3 | ++ | 1Е ₂₅₂ 2Е ₁₄₄₋₁₅₀ 1.3 2.2 |
| ОУ-15-16-2016 | 200 | 6 | + | 4Е₁₉₀₋₁₉₇ 2Е ₁₂₂₋₁₄₄ 1.9 1.3 |
| ОУ-17-2016 | 600 | 5 | +++ | 4Е₁₂₅₋₁₄₆ 1Е ₁₀₃ 1.0 3.5 |
| ПП-9-2023 | 400 | 6 | ++ | 1Е ₂₂₀ 2Е ₁₄₇₋₁₅₀ 3Е ₁₁₇₋₁₂₇ 1.8 1.1 2.5 |
| ПП-3-2008 | 400 | 6 | ++ | 1Е ₁₅₈ 3Е ₁₃₇₋₁₄₆ 2Е ₁₁₀₋₁₁₆ 0.7 1.3 0.7 |
| ОУ-1-2013 | 200 | 10 | +++ | 1Е ₂₁₂ 1Е ₁₇₆ 8Е₁₃₈₋₁₁₆ 2.3 1.3 1.8 |
| ОУ-1-2-2016 | 2300 | 15 | +++ | 1Е ₂₄₀ 4Е₁₉₃₋₂₂₀ 8Е₁₂₀₋₁₄₂ 2Е ₁₁₀₋₁₁₇ 1.2 1.5 1.3 1.7 |
| ОУ-3-2016 | 400 | 8 | ++ | 4Е₁₈₀₋₂₀₅ 4Е₁₃₈₋₁₅₀ 1.0 1.3 |

Примечания. В графе «Возрастной состав елового древостоя» перед буквой породы указано число моделей, после нее в нижнем регистре – возраст по керну, в нижней строке – радиальный прирост в 1-е 10 лет на у.г., см; жирным шрифтом выделены основные поколения; обозначения количества углей в графе «угли»: «+» – мало углей, «++» – много, «+++» – очень много.

Notes. In the column “Age composition of the spruce stand”, the number of models is indicated before the letter of the tree species, after it is the age of the core in lowercase, in the bottom line is the radial increase in the 1st 10 years at breast height, cm; the main generations are highlighted in bold; the number of coals in the column “coals”: “+” – few coals, “++” – much coals, “+++” – a lot.

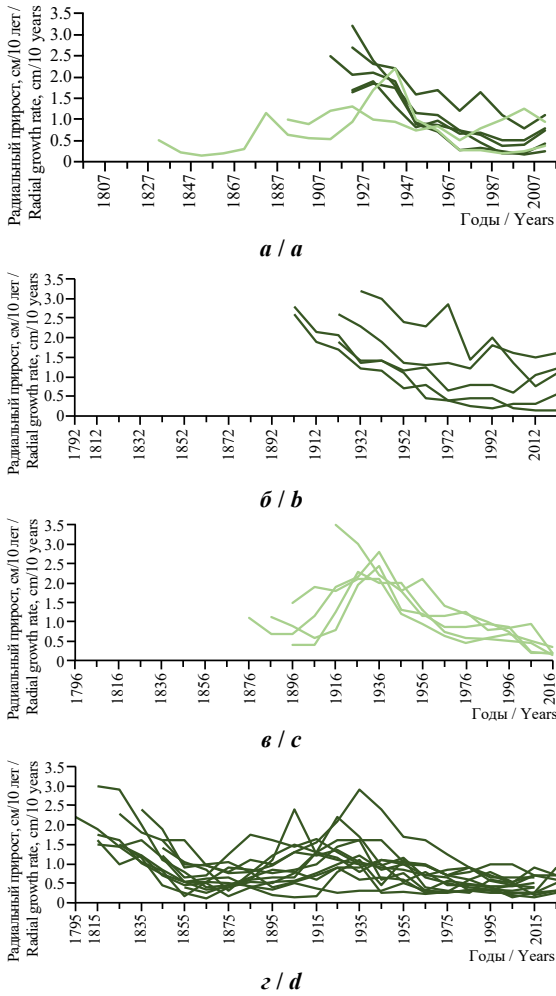


Рис. 4. Кривые хода роста елей верхнего яруса. Каждая линия отражает рост одного дерева (темно-зеленым цветом выделены послепожарные поколения): а – ПП-2-2007, б – ОУ-1-2012, в – ОУ-17-2016, з – ели 180 – 220 лет (сборный)

Fig. 4. Growth curves of the spruce trees of the upper layer. Each line reflects the growth of one tree (post-fire generations are highlighted in dark green): а – ПП-2-2007, б – ОУ-1-2012, в – ОУ-17-2016, д – spruces of 180–220 years old (from different sample plots)

рушений приходится на 1840 – 1870-е гг. (см. табл. 5). При этом из 18 ПП, на которых она выявляется по кернам елей, – на 8 ПП датировку пожаров (их десятиле-

Реконструкция истории нарушений по кернам выявила две волны пожаров. Первая волна пожаров пришлась на 1770 – 1780-е гг. Из 9 ПП с сохранившимися елями 180 – 220 лет, средние начальные приросты которых составляли ≥ 1.5 см / 10 лет, на 5 ПП сохранилось по несколько старых елей. Ход роста этих елей в начале жизни (нисходящие кривые) позволяет говорить о том, что они являются первым послепожарным поколением (на гари 1770-х гг.). На остальных 4 ПП сохранилось только по 1 такой ели. Однако, рассматривая начальный рост всех старых елей этих 9 ПП, можно увидеть, что все они также принадлежат к послепожарному поколению (см. рис. 4, з). При этом пробные площади расположены на маршруте длиной 4 км (см. рис. 1). Возможно, что первая волна пожаров затронула древостой и некоторых других ПП, но там или повторное выгорание было полным или выжившие деревья не дожили до наших дней. На 7 ПП сохранились ели 193 – 247 лет с начальными приростами, не превышающими 1.3 см / 10 лет. В основном это медленнорастущие деревья, которые обычно дольше всех сохраняются в древостое (Pukinskaya, 2009; Begović et al., 2023). По кернам признаки послепожарного поколения у этих деревьев отсутствуют.

Вторая волна пожарных нарушений приходится на 1840 – 1870-е гг. (см. табл. 5). При этом из 18 ПП, на которых она выявляется по кернам елей, – на 8 ПП датировку пожаров (их десятиле-

Таблица 5. Датировка выявленных крупных нарушений древостоя в XVIII и XIX вв. по кернам
Table 5. Dating of the revealed major disturbances of the stand in the 18th and 19th centuries by cores

| № ПП / No. of sample plot | Время нарушения / Date of disturbance | | | | | | | | | | Лет от последнего нарушения на 2023 г./ Years from the last disturbance till 2023 | Лет от последнего пожара на 1939 г./ Years from the last fire till 1939 | Состояние древостоя на 2023 г. / State of the stand for 2023 | | | | | | |
|---|---------------------------------------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--|--|--|---|---|---|---|---|---|
| | 1740-е | 1750-е | 1760-е | 1770-е | 1780-е | 1790-е | 1800-е | 1810-е | 1820-е | 1830-е | | | | | | | | | |
| ПП-2-2007 | | | | | | | | | | | 150 | 65 | CB / TW | | | | | | |
| ОУ-3-2012 | | | | | | | | | | | 150 | 73 | CB / TW | | | | | | |
| ОУ-1-2012 | | | | | | | | | | | 160 | 77 | ОУ / GD | | | | | | |
| ПП-2-2012 | | | | | | | | | | | 160 | 80 | НУ / ND | | | | | | |
| ОУ-2-3-2013 | | | | | | | | | | | 150 | 66 | СУ / TD | | | | | | |
| ОУ-5-2013 | | | | | | | | | | | 140 | 57 | н.д. / n.d. | | | | | | |
| ОУ-6-2013 | | | | | | | | | | | 160 | 76 | ОУ / GD | | | | | | |
| ОУ-1-2015 | | | | | | | | | | | 180 | 94 | СУ / TD | | | | | | |
| ОУ-9-2016 | | | | | | | | | | | 180 | 99 | ОУ / GD | | | | | | |
| ОУ-12-2016 | | | | | | | | | | | 180 | 93 | СУ / TD | | | | | | |
| ОУ-15-16-2016 | | | | | | | | | | | 120 | 140 | СУ / TD | | | | | | |
| ОУ-17-2016 | | | | | | | | | | | 120 | н/д | СУ / TD | | | | | | |
| ОУ-18-2016 | | | | | | | | | | | 150 | 70 | СУ / TD | | | | | | |
| ОУ-19-2016 | | | | | | | | | | | 180 | 93 | н.д. / n.d. | | | | | | |
| ПП-9-2023 | | | | | | | | | | | 150 | 63 | НУ / ND | | | | | | |
| ПП-3-2008 | | | | | | | | | | | 120 | н/д | ОУ / GD | | | | | | |
| ОУ-1-2013 | | | | | | | | | | | 120 | 84 | ОУ / GD | | | | | | |
| ОУ-1-2-2016 | | | | | | | | | | | 120 | 84 | СУ / TD | | | | | | |
| ОУ-3-2016 | | | | | | | | | | | 120 | 93 | ОУ / GD | | | | | | |
| Кол-во ПП с на- рушениями / Number of sam- ple plot with vio- lations | 1 | 0 | 0 | 2 | 3 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 5 | 2 | 4 | 4 | 1 | 0 | 6 | - | - |

Примечание. СВ – сплошной ветровал, СУ – сплошное усыхание, ОУ – очаговое усыхание, НУ – не усыхает, н/д – нет данных; ■ – гари, ■ – гари, датированные по 2 или более признакам, ■ – ветровалы.
Note. TW – total windfalls, TD – total drying, GD – group drying, ND – not drying, n.d. – no data; ■ – burning; ■ – burning, dated by 2 or more signs; ■ – windfalls.

тия) можно считать наиболее точной. Она основана на наличии предварительного и последующего возобновления ели, а на ПП-9-2023 также на возрасте осины и сосны. На остальных датировка приблизительная, основанная на времени появления последующего возобновления ели, которое при удаленности от источника семян может заселять пожарище в течение 30 лет (Melehov, 1948). Но даже если ориентироваться только на точно датированные гари, можно утверждать, что вторая волна включала пожары разных лет.

По-видимому, во вторую волну пожары на обследованном участке заповедника были менее интенсивными, чем в первую, так как при наличии на пробных площадях большого количества углей (на 14 из 18 ПП с выявленными пожарами XIX в.) одновременно присутствует значительное количество допожарных елей (на 13 из 14 ПП), что и позволило нам выявить гари XVIII в.

Нанесенные на план ПП с датированными нами гарями XVIII в. располагаются на обследованном участке в трех местах маршрута (см. рис. 1). При этом гари XIX в. соседствуют или накладываются на гари XVIII в. На 9 ПП, на которых выявлены две гари, интервал между пожарами составил от 50 до 90 лет (в основном – 80 лет), то есть во вторую волну пожаров горели молодые леса.

Примечательно, что большинство крупных нарушений в горных еловых лесах западной Европы приходится на этот же период (1760 – 1790 и 1840 – 1870) (Svoboda et al., 2011; Čada et al., 2013; Janda et al., 2017). В Национальном парке Шумава (Чехия), где пожары на протяжении тысячелетия были редки, пики пожаров приходятся также на 1770-е и 1840-е гг. (Carter et al., 2018; Kuosmanen et al., 2020).

Третья волна выявленных нарушений происходила на рубеже XIX – XX вв. Древостои 8 ПП были нарушены массовыми ветровалами в 1900-х гг. на двух участках маршрута (см. рис. 1).

Крупные нарушения древостоев заповедника начала XX в. отражены в таксационных описаниях 1939 г., а с 1930-х гг. они уже фиксировались в трудах заповедника. Сопоставляя исторически датированные крупные нарушения XX в. и динамику роста елей в чернично-сфагновых ельниках, можно сказать, что признаки крупных нарушений присутствуют только с конца 1980-х гг., в период массовых ветровалов. На древостоях 6 ПП (из 22) сказались ураганы 1987 и 1996 гг. На этих ПП 24% елей резко увеличили прирост по радиусу. Признаки других крупных нарушений (например, засух 1939 и 1972 гг., ветровала 1969 г. и др.) отсутствуют.

Современная история нарушений на 9 ПП (из 20) закончилась к 2023 г. сплошным усыханием елового древостоя, на 2 ПП – сплошным ветровалом (в августе 2017 и апреле 2018 гг.). На 7 ПП еловый древостой подвергся диффузно-очаговому усыханию и частично сохранился. Период, прошедший от последнего нарушения до частичной или полной гибели древостоя, составил от 120 до 180 лет, в среднем – 150 лет.

Непосредственной причиной усыхания ели в обследованных чернично-сфагновых ельниках явилась вспышка численности короеда-типографа (*Ips typographus* L.), небольшие очаги которого мы обследовали начиная с 2011 г., но к 2019 г. усыхание стало сплошным. Однако предпосылкой усыхания стала общая ослабленность еловых древостоев. По нашим наблюдениям, в 2016 г. на обследуемом 4-кило-

метровом маршруте практически все ели верхнего яруса были сильно ослабленными (слабая охвоенность кроны, низкие приросты побегов и др.).

На 2 ПП усыхания ели до последнего времени не происходило. Древостой обеих ПП пережили 2 пожара (1770 – 1780 и 1860 – 1870 гг.). Со времени последнего нарушения на них прошло 150 – 160 лет. На одной из них (ПП 9-2023) – смешанный лес, на второй (ПП 2-2012) – ельник почти без примеси. Общей чертой этих ПП является относительно равномерное распределение деревьев по возрасту, без выраженного преобладания одного поколения.

По количеству углей пробные площади в старых чернично-сфагновых ельниках резко отличаются от обследованной нами ранее гари 1999 г. в ЦЛЗ, на которой в 30% проб угли отсутствовали, а крупные угли попадались редко (Pukinskaya, 2024). Этот пожар прошел по сильно нарушенному ветровалами древостою и послеветровальным молоднякам. Также мало углей было на обследованных нами гаях начала XX в., датированных в материалах лесоустройства. Этим пожарам тоже предшествовал период ветровалов (1890-х – 1900-х гг., реконструкция). На пробных площадях чернично-сфагновых ельников обилие крупных и средних углей, обнаруженных нами в прикопках, свидетельствует о большом количестве сухой крупномерной древесины на момент пожара, то есть в первую волну пожаров, по-видимому, горел сухостой ели. Если это предположение верно, то интервал между массовыми усыханиями древостоя ели составил 250 лет.

В общей сложности, реконструкция нарушений древостоя по годичным кольцам модельных елей пробных площадей со второй половины XVIII в. и до начала XX в. выявила 10 десятилетий пожарных нарушений и 1 – ветровальное (см. табл. 5). За эти 170 лет пожарные нарушения древостоя происходили 1 раз в 50 – 90 лет, а в XX в. интенсивных пожаров на пробных площадях не было. По данным М. А. Софронова и А. Д. Вакурова, средний оборот огня в неосвоенном лесу составляет 50 – 100 лет (Sofronov, Vakurov, 1981).

Крупные ветровальные нарушения в ЦЛЗ за рассматриваемый период участились, – за первые 170 лет выявлен 1 ветровал (реконструкция), за последующие 120 лет, на этом же участке, произошло 3 ураганных вывала (1987, 1996 и 2017 / 2018 гг.). Снижение частоты пожаров и увеличение частоты ветровалов связано с динамикой послепожарных древостоев (молодняки чаще горят, чем вываливаются ветром) и с климатическими изменениями. Редкость пожаров в XX в. можно рассматривать как косвенное свидетельство антропогенного происхождения большинства старых гарей. В целом при такой частоте крупных нарушений разновозрастная структура елового древостоя, которая определяет его устойчивость, сформироваться не успевает. По мнению А. В. Пугачевского, для достижения относительно разновозрастной структуры необходимо 200 лет от начала демутации (Pugachevsky, 1992). В этих условиях устойчивость заключается в способности ельника к самовосстановлению древостоя с относительно непрерывным доминированием ели. К такому же пониманию устойчивости древостоев пришли Stevens-Rumann с соавторами, изучавшие хвойные леса Скалистых гор США (Stevens-Rumann et al., 2017).

Демутации после крупных нарушений обычно начинаются с доминирования в древостое пионерных лиственных пород. Длительность этой стадии, например на Урале, составляет более 100 – 120 лет (Aleinikov et al., 2018; Braslavskaya et al., 2022). По данным М. Е. Ткаченко и А. А. Корчагина (Tkachenko, 1911; Korchagin, 1954), ель редко заселяется на гари в качестве пионерной породы. Тем не менее, по материалам лесоустройства 1939 г., в выделах, на которых располагаются наши ПП, только в 1 выделе указан смешанный березо-осиново-еловый лес, в остальных – ель составляла от 7 до 10 единиц в составе древостоя. При этом к 1939 г. от последнего выявленного пожара прошло от 60 до 100 лет (в среднем 80, см. табл. 5), то есть в условиях ЦЛЗ, при неполном выгорании, через 60 – 100 лет ель уже преобладала в древостоях.

По результатам исследований бореальных лесов Северной Америки, с увеличением частоты пожаров ухудшается послепожарное возобновление темнохвойных пород в пользу сосны и широколиственных (Baltzer et al., 2021). Как показали другие исследователи Канады, для успешного восстановления сосново-еловых лесов без смены пород необходимо, чтобы выгоревшие хвойные древостои были старше 70 лет (Johnstone, Chapin, 2006). Все эти авторы сходятся на том, что обусловленное потеплением климата учащение пожаров ведет к замене хвойных лесов лиственными.

В настоящее время древостой чернично-сфагновых ельников имеет хорошие перспективы самовосстановления. На 20 ПП (из 22) достаточное количество елового подроста (5 тыс. шт./га и более, см. табл. 3) и его хорошая жизнеспособность позволяют предполагать восстановление елового древостоя на месте усохшего массива чернично-сфагновых ельников без смены пород.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. Наше исследование показало, что все древостои чернично-сфагновых ельников исследованного массива (площадью 7 км²) – послепожарного происхождения.

2. Реконструкция истории нарушений по кернам ели свидетельствует о том, что обследованная территория подвергалась пожарам высокой интенсивности в 1770 – 1780-е гг. и 1840 – 1870-е гг. Кроме того, часть древостоев испытала крупные ветровальные нарушения в 1900-х гг. (реконструкция), а также в 1987, 1996 и 2017 / 2018 гг. С 2010 по 2023 г. древостои 80% пробных площадей подверглись короедному усыханию, и более половины из них усохли полностью. Мы предполагаем, что возникновению рассматриваемых древостоев также предшествовало массовое усыхание ели около 250 лет назад.

3. За последние 250 лет прослеживается снижение частоты пирогенных нарушений и увеличение ветровальных. Пожары от молний в ЦЛЗ редки, а с профилактикой пожаров иного происхождения охрана заповедника успешно справляется. Редкость пожаров со второй половины XX в. – очевидный результат охраны заповедной территории.

4. Как показала реконструкция, период от последнего выявленного крупного нарушения до частичной или полной гибели древостоя (в настоящее время) соста-

вил в среднем 150 лет. Судя по таксационным описаниям 1939 г. в древостоях 17 из 20 ПП (85%) ель доминировала уже через 70 лет после крупного нарушения (в основном после пожара), а в дальнейшем, за последующие 80 лет, соотношение ели и лиственных пород в древостое изменилось с 8:2 до 9:1. В моховом покрове за этот период произошла смена доминантов – кукушкина льна на сфагнум.

5. За 250-летнюю историю обследованного елового массива разновозрастная структура древостоя не была достигнута. Через 150 лет после последних крупных нарушений в возрастной структуре выделяются два основных поколения ели, то есть на южной границе таежной зоны, говоря об устойчивости коренных древостоев, можно вести речь только об устойчивом (непрерывном) существовании ельника на данной территории, которое определяется возможностью его самовозобновления.

6. На данной территории чернично-сфагновые ельники являются рефугиумами ели и в случае крупных нарушений способствуют быстрому восстановлению елового древостоя. Основой самовосстановления ельников на месте погибших древостоев является предварительный подрост. Количество подроста ели хорошей жизнеспособности на подавляющем большинстве пробных площадей достаточно для восстановления ельника без смены пород при непожарных нарушениях.

7. В настоящее время леса Центрально-Лесного заповедника сильно разрежены ветрами; образовались большие площади еловых молодняков на месте ветровалов, а также участки массового усыхания ели. Такие леса наиболее горимы. По данным И. С. Мелехова с соавторами, одним из наиболее пожароопасных является период формирования хвойных молодняков (из-за низко прикрепленной кроны) (Melehov et al., 2007). Опасность пожара усугубляется повышением летних температур на фоне потепления климата, поэтому на современном этапе естественной динамики еловых лесов ЦЛЗ крайне важна охрана леса от огня.

Автор выражает благодарность сотрудникам Центрально-Лесного заповедника и его директору Николаю Александровичу Потемкину за содействие в проведении исследования и предоставление материалов лесоустройства.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

- Abrazhko V. I. Water stress in spruce forest communities in the central part of the Russian Plain. *Botanicheskii zhurnal*, 1988, vol. 73, no. 4, pp. 563–573 (in Russian).
- Alenikov A. A., Tyurin A. V., Grabarnik P. Ya., Efimenko A. S. Features of the stand and deadwood in postfire aspen and birch forests in Northern Urals. *Contemporary Problems of Ecology*, 2018, vol 11, iss.7, pp. 789–801. <https://doi.org/10.1134/S1995425518070132>
- Baltzer J. L., Day N. J., Walker X. J., Greene D., Mack M. C., Alexander H. D., Arseneault D., Barnes J., Bergeron Y., Boucher Y., Bourgeau-Chavez L., Brown C. D., Carrière S., Howard B. K., Gauthier S., Parisien M.-A., Reid K.A., Rogers B. M., Roland C., Sirois L., Stehn S., Thompson D. K., Turetsky M. R., Veraverbeke S., Whitman E., Yang J., Johnstone J. F. Increasing fire and the decline of fire adapted black spruce in the boreal forest. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2021, vol. 118, no. 45, article no. e2024872118. <https://doi.org/10.1073/pnas.2024872118>
- Begović K., Schurman J. S., Svitok M., Pavlin J., Langbehn T., Svobodová K., Mikoláš M., Janda P., Synek M., Marchand W., Vitková L., Kozák D., Vostarek O., Čada V., Bače R., Svoboda M. Large old trees increase growth under shifting climatic constraints: Aligning tree longevi-

ty and individual growth dynamics in primary mountain spruce forests. *Global Change Biology*, 2023, vol. 29, iss. 1, pp. 143–164. <https://doi.org/10.1111/gcb.16461>

Braslavskaya T. Yu., Geraskina A. P., Aleinikov A. A., Sibgatullin R. Z., Belyaeva N. V., Ukhova N. L., Korotkov V. N., Shilov D. S., Lugovaya D. L., Smirnova O. V. Long-term effect of wildfires on vascular plant and soil invertebrate diversity in primary fir-spruce forests of the Ural mountains (North Eurasia). *Russian Journal of Ecosystem Ecology*, 2022, vol. 7, no. 1, pp. 1–26. <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2022-1-5>

Čada V., Svoboda M., Janda P. Dendrochronological reconstruction of the disturbance history and past development of the mountain Norway spruce in the Bohemian forest, Central Europe. *Forest Ecology and Management*, 2013, vol. 295, pp. 59–68. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.12.037>

Carter V. A., Moravcová A., Chiverrell R. C., Clear J. L., Finsinger W., Dreslerová D., Halsall K., Kuneš P. Holocene-scale fire dynamics of central European temperate spruce-beech forests. *Quaternary Science Reviews*, 2018, vol. 191, pp. 15–30. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2018.05.001>

Engelmark O. Early post-fire tree regeneration in a Picea–Vaccinium forest in northern Sweden. *Journal of Vegetation Science*, 1993, vol. 4, iss. 6, pp. 791–794. <https://doi.org/10.2307/3235616>

Fedorchuk V. N., Dmitrov V. D. Normative-balance method of accounting for natural forest regeneration when determining appropriate volumes of reforestation measures. In: Chertovsky V. G., ed. *The State of Regeneration and Ways of Forming Young Stands on Concentrated Clearings in the North-West of the European Part of the USSR: Abstracts of reports to the All-Union Conference*. Arkhangelsk, Arkhangelsk Institute of Forestry and Forest Chemistry Publ., 1971, pp. 101–103 (in Russian).

Fisichelli N. A., Frelich L. E., Reich P. B. Temperate tree expansion into adjacent boreal forest patches facilitated by warmer temperatures. *Ecography*, 2014, vol. 37, iss. 2, pp. 152–161. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.00197.x>

GOST 18486-87. *State Standard of the USSR. Forestry. Terms and Definitions*. Moscow, Izdatel'stvo standartov, 1988. 17 p. (in Russian).

Janda P., Trotsiuk V., Mikoláš M., Bače R., Nagel T. A., Seidl R., Seedre M., Morrissey R. C., Kucbel S., Jaloviar P., Jasík M., Vysoký J., Šamonil P., Čada V., Mrhalová H., Lábusová J., Nováková M. H., Rydval M., Matěju L., Svoboda M. The historical disturbance regime of mountain norway spruce forests in the Western Carpathians and its influence on current forest structure and composition. *Forest Ecology and Management*, 2017, vol. 388, pp. 67–78. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.08.014>

Johnstone J. F., Chapin F. S. Fire interval effects on successional trajectory in boreal forests of northwest Canada. *Ecosystems*, 2006, vol. 9, iss. 2, pp. 268–277. <https://doi.org/10.1007/s10021-005-0061-2>

Karpov V. G., Shaposhnikov E. S. Spruce forests of the territory. In: *Regulation Factors of Spruce Forest Ecosystems*. Leningrad, Nauka, 1983, pp. 7–31 (in Russian).

Korchagin A. A. The impact of fires on forest vegetation and its recovery after fires in northern Europe. *Proceedings of the Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences. Series III (Geobotany)*, 1954, iss. 9, pp. 75–149 (in Russian).

Kuosmanen N., Čada V., Halsall K., Chiverrell R. C., Schafstall N., Kuneš P., Boyle J. F., Knížek M., Appleby P. G., Svoboda M., Clear J. L. Integration of dendrochronological and palaeoecological disturbance reconstructions in temperate mountain forests. *Forest Ecology and Management*, 2020, vol. 475, article no. 118413. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118413>

Lorimer C. G., Frelich L. E. A methodology for estimating canopy disturbance frequency and intensity in dense temperate forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 1989, vol. 19, no. 5, pp. 651–663. <https://doi.org/10.1139/x89-102>

Malakhova E. G., Lyamtsev N. I. Extent and structure of Moscow region spruce forest die-back in 2010–2012. *Izvestia Sankt-Peterburgskoj lesotekhnicheskoy akademii*, 2014, no. 207, pp. 193–201 (in Russian).

Maslov A. A. Dynamic trends in protected forests in the central Russian Plain and analysis of the causes of succession dynamics in plant populations. In: *Population Ecology: Structure and dynamics: Proceedings of the All-Russian conference*. Moscow, A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution RAS Publ., 1995, pt. 2, pp. 643–655 (in Russian).

Melekhov I. S. On forest regeneration on burnt areas. *Lesnoe khozyaistvo i lesokhozyaistvo*, 1933, no. 10, pp. 30–33 (in Russian).

Melekhov I. S. *The Impact of Fires on Forests*. Moscow, Leningrad, Goslestekhzdat, 1948. 126 p. (in Russian).

Melekhov I. S., Dusha-Gudym, S. I., Sergeeva, E. P. *Forest Pyrology*. Moscow, Moscow State Forest University Publ., 2007. 296 p. (in Russian).

Pugachevsky A. V. *Spruce Pine Populations: Structure, Dynamics, Regulatory Factors*. Minsk, Nauka i Tekhnika, 1992. 204 p. (in Russian).

Pukinskaya M. Yu. Spruce stands forming in storm gaps of Central Forest Reserve and problem of spruce forest natural regeneration. *Botanical Journal*, 2009, vol. 94, no. 11, pp. 1657–1672 (in Russian).

Pukinskaya M. Yu. The group spruce decline in forests of south taiga. *Botanical Journal*, 2016, vol. 101, no. 6, pp. 650–671 (in Russian).

Pukinskaya M. Yu. *Picea abies* growth at initial stages of formation of nemoral spruce forests (piceeta composita) in the Central Forest Nature Reserve. *Botanical Journal*, 2020a, vol. 105, no. 10, pp. 981–993 (in Russian). <https://doi.org/10.31857/S0006813620100075>

Pukinskaya M. Yu. On the origin of nemoral spruce forest stands in the Central Forest Reserve. *Botanical Journal*, 2020b, vol. 105, no. 12, pp. 1191–1206 (in Russian). <https://doi.org/10.31857/S0006813620120157>

Pukinskaya M. Yu. Tree species change in nemoral spruce forests of the Central Forest Reserve. *Biology Bulletin*, 2021, vol. 48, iss. 10, pp. 180–91. <https://doi.org/10.1134/S1062359021100216>

Pukinskaya M. Yu. Restoration of stand on the site of burnt spruce forest in the Central Forest Reserve. *Botanical Journal*, 2024, vol. 109, no. 2, pp. 1132–154 (in Russian). <https://doi.org/10.31857/S0006813624020023>

Safronova I. N., Yurkovskaya T. K. Zonal regularities of vegetation cover on plains of the European Russia and their cartographic representation. *Botanical Journal*, 2015, vol. 100, no. 11, pp. 1121–1141 (in Russian). <https://doi.org/10.1134/S0006813615110010>

Seidl R., Honkaniemi J., Aakala T., Aleinikov A., Angelstam P., Bouchard M., Boulanger Y., Burton Ph. J., Grandpré L., Gauthier S., Hansen W. D., Jepsen J. U., Jöngiste K., Kneeshaw D. D., Kuuluvainen T., Lisitsyna O., Makoto K., Mori A. S., Pureswaran D. S., Shorohova E., Shubnitsina E., Taylor A. R., Vladimirova N., Vodde F., Senf C. Globally consistent climate sensitivity of natural disturbances across boreal and temperate forest ecosystems. *Ecography*, 2020, vol. 43, iss. 7, pp. 967–978. <https://doi.org/10.1111/ecog.04995>

Sergeev A. R., Prokofieva N. B. Changes in air temperature and the quantity of precipitation in the territory of the Central Forest State Natural Biosphere Reserve in the last 30 years. *Herald of Tver State University. Series: Geography and Geoecology*, 2021, no. 4, pp. 84–92 (in Russian). <https://doi.org/10.26456/2226-7719-2021-4-84-92>

Sofronov M. A., Vakurov A. D. *Fire in the Forest*. Novosibirsk, Nauka, 1981. 124 p. (in Russian).

Stevens-Rumann C. S., Kemp K. B., Higuera Ph. E., Harvey B. J., Rother M. T., Donato D. C., Morgan P., Veblen Th. T. Evidence for declining forest resilience to wildfires under climate change. *Ecology Letters*, 2017, vol. 21, iss. 2, pp. 243–252. <https://doi.org/10.1111/ele.12889>

Svoboda M., Janda P., Nagel T. A., Fraver S., Rejaek J., Bace R. Disturbance history of an old-growth sub-alpine *Picea abies* stand in the Bohemian Forest, Czech Republic. *Journal of Vegetation Science*, 2011, vol. 23, iss. 1, pp. 86–97. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2011.01329.x>

Tikhodeeva M. Yu., Lebedeva V. X. *Practical Geobotany (Analysis of Plant Community Composition): Textbook*. St. Petersburg, St. Petersburg University Publ., 2015. 166 p. (in Russian).

Tkachenko M. E. Forests of the North: From Forestry Research in the Arkhangelsk Province *Trudy po lesnomu opytному delu v Rossii (St. Petersburg)*, 1911, iss. 25. 25 p. (in Russian).

Volkov V. P., Shaposhnikov E. S. Southern taiga-type sphagnum-blueberry forest: Structure and dynamics. In: Zheltukhin A. S., ed. *Long-term Processes in the Natural Complexes of Russian Nature Reserves: Materials from the All-Russian scientific conference dedicated to the 80th anniversary of the Central Forest State Nature Biosphere Reserve*. Velikie Luki, Central Forest State Reserve Publ., 2012, pp. 216–223 (in Russian).

Reconstruction of the disturbances history of blueberry-sphagnum spruce forests in the Central Forest Reserve

M. Yu. Pukinskaya

Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences
2 Prof. Popova St., Saint Petersburg 197376, Russia

Received: August 19, 2024 / revised: June 28, 2025 / accepted: June 30, 2025 / published: December 17, 2025

Abstract: The paper presents a study of blueberry-sphagnum spruce forests (from *Picea abies* (L.) H. Karst.) in the Central Forest Reserve (Tver region, southern taiga). The sample plots covered 7 km² of forest. Coals were found under the roots of fallen trees in all the test areas. Reconstruction of the history of disturbances based on spruce cores showed that the surveyed area was subjected to high-intensity fires in the 1770s–1780s and 1840s–1870s. In addition, part of the spruce forest experienced major wind disturbances in the 1900s (reconstruction), as well as in 1987, 1996 and 2017/2018, as well as the mass drying of spruce in the 2010s and 2020s. Over the past 250 years, there has been a decrease in the frequency of pyrogenic disturbances and an increase in wind damage. The rarity of fires since the second half of the 20th century is an obvious result of the strict protection of the reserve. The period from the last detected major disturbance to the partial or complete death of the stand (currently) averaged 150 years. Judging by the taxation descriptions of 1939, in the stands of 17 out of 20 sample plots (85%), spruce dominated 70 years after a major disturbance (mainly after a fire), and later, over the next 80 years, the ratio of spruce and small-leaved tree species in the stand changed from 8:2 to 9:1. In the moss cover during this period, there was a change of dominants, namely, *Polytrichum commune* Hedw. to *Sphagnum girgensohnii* Russ. Over the 250-year history of the surveyed spruce massif, the structure of the stand of different ages has not been achieved. 150 years after the last major violations, two main generations of spruce are distinguished in the age structure. That is, on the southern border of the taiga zone, speaking about the stability of primary stands, we can only talk about the stable (continuous) existence of a spruce forest in this territory, which is determined by the possibility of its self-renewal. Currently, in the Central Forest Reserve there are large areas of spruce young trees at the place of hurricane falls and areas of complete drying of the spruce stand. Such forests are the most fire-prone. Therefore, at the present stage of the dynamics of the spruce forests in the Central Forest Reserve, it is extremely important to protect the forest from fires.

Keywords: dynamics of spruce forests, reconstruction of the disturbance history of stands, *Picea abies* (L.) H. Karst., Central Forest Reserve, pyrogenic successions

Funding: The work was carried out on the planned theme of the Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences “Vegetation of European Russia and Northern Asia: Diversity, dynamics, principles of organization” (No. 121032500047-1).

✉ *Corresponding author:* Laboratory of Vegetation Science of the Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Science, Russia.

ORCID and e-mail address: Mariya Yu. Pukinskaya: <https://orcid.org/0000-0002-3493-2418>, pukinskaya@gmail.com.

М. Ю. Пукинская

Ethics approval and consent to participate: This work does not contain any studies involving human and animal subjects.

Competing interests: The authors have declared that no competing interests exist.

For citation: Pukinskaya M. Yu. Reconstruction of the disturbances history of blueberry-sphagnum spruce forests in the Central Forest Reserve. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2025, no. 4, pp. 461–480 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2025-4-461-480>

Оригинальная статья

УДК 591.9:(599+598.1+598.2+597.6)(470)

<https://doi.org/10.35885/1684-7318-2025-4-481-497>

ВИДОВОЕ БОГАТСТВО И РЕГИОНЫ ВЫСОКОГО РАЗНООБРАЗИЯ НАЗЕМНЫХ ПОЗВОНОЧНЫХ РОССИИ

Л. А. Хляп ^{1✉}, Е. А. Коблик ², В. В. Бобров ¹, А. А. Варшавский ¹

¹ Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
Россия, 119071, г. Москва, Ленинский проспект, д. 33

² Научно-исследовательский Зоологический музей МГУ им. М. В. Ломоносова
Россия, 125009, г. Москва, Б. Никитская ул., д. 2

Поступила в редакцию 27.07.2025 г., после доработки 20.08.2025 г., принята 20.08.2025 г., опубликована 17.12.2025 г.

Аннотация. Проведена ревизия видового богатства позвоночных четырех классов (млекопитающих, птиц, пресмыкающихся и земноводных) на территории России. За территориальную единицу принят биом регионального уровня. Для всех классов характерен рост видового богатства к югу с различиями, специфическими для каждого класса, которые отражены на созданных картах. Зоны повышенного разнообразия частично перекрываются, однако биомы с максимальными значениями не совпадают. У млекопитающих это степные биомы Причерноморско-Предкавказский (113 видов) и Заволжско-Кулундинский (114 видов), у птиц — оробиомы Тувино-Южнобайкальский (262 вида) и Алтае-Саянский (275 видов), у пресмыкающихся — Дагестанский оробиом (31 вид) и пустынно-степной биом Прикаспия (37 видов), у земноводных — Днепровско-Приволжский биом, включающий Калининградскую область (13 видов).

Ключевые слова: млекопитающие, птицы, пресмыкающиеся, земноводные, биоразнообразие, биомы

Финансирование. Работа выполнена в рамках государственных заданий Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН «Фундаментальные основы охраны живой природы и рационального природопользования» (проект № FFER-2024-0022), «Таксономический и биохорологический анализ животного мира как основа изучения и сохранения структуры биологического разнообразия» (раздел 0110, номер 18-1-21, номер ЦИТИС 121032300105-0).

Соблюдение этических норм. В данной работе отсутствуют лабораторные и полевые исследования человека или животных.

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

✉ Для корреспонденции. Лаборатория сохранения биоразнообразия и использования биоресурсов Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН.

ORCID и e-mail адреса: Хляп Людмила Айзиковна: <https://orcid.org/0000-0001-7698-5887>, khlyap@mail.ru; Коблик Евгений Александрович: <https://orcid.org/0000-0002-3298-6578>, koblik@zmmu.msu.ru; Бобров Владимир Владимирович: <https://orcid.org/0000-0001-6756-516X>, vladimir.v.bobrov@gmail.com; Варшавский Александр Андреевич: <https://orcid.org/0000-0001-9202-0188>, ulvhare@sev-in.ru.

Для цитирования. Хляп Л. А., Коблик Е. А., Бобров В. В., Варшавский А. А. Видовое богатство и регионы высокого разнообразия наземных позвоночных России // Поволжский экологический журнал. 2025. № 4. С. 481 – 497. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2025-4-481-497>

ВВЕДЕНИЕ

Сохранение биоразнообразия – одна из ключевых задач современности, требующая всестороннего анализа на разных территориальных уровнях, включая национальный, который представлен в меньшей степени. В фокусе данной работы находится видовое богатство – основополагающая метрика биоразнообразия – применительно к четырем классам наземных позвоночных: млекопитающим (Mammalia), птицам (Aves), пресмыкающимся (Reptilia) и земноводным (Amphibia) на территории России.

География видового богатства подчиняется глобальным закономерностям, в первую очередь – росту числа видов от высоких широт к низким, что обусловлено, прежде всего, климатическими факторами (Pianka, 1966; Currie, 1991; Hawkins et al., 2012 и др.). Для территории СССР было математически показано падение разнообразия с юга на север и с запада на восток, а также зависимость разнообразия позвоночных от средней температуры самого теплого месяца — июля (Terent'ev, 1963). Однако закономерности размещения различных групп позвоночных в Северной Евразии остаются недостаточно изученными. Публикации по этим вопросам единичны. Так, Е. А. Шварц с коллегами (Shvarts et al., 1995) путем наложения ареалов млекопитающих получили, что в пределах бывшего СССР пики видового богатства приурочены к Алтае-Саянской горной стране и к югу Дальнего Востока. Современный анализ для европейской части России количества видов млекопитающих, обнаруженных в квадратах 50×50 км, показал, что результат скорее отражал уровень изученности регионов, чем реальную картину; однако использование 5-градусных широтных полос подтверждало линейный рост разнообразия от 1 до 149 видов с севера на юг (Lisovsky, 2025). Аналогичное обобщение выполнено для 415 видов птиц по данным специальных учетов в квадратах 50×50 км (Kalyakin, Voltzit, 2020). Очаг максимального разнообразия пресмыкающихся (24 вида) приурочен к югу Дагестана, а земноводных (11 – 12 видов) – к зоне широколиственных лесов европейской части России (Bobrov, Warshavsky, 2007; 2011).

К настоящему времени сложились предпосылки для проведения комплексной ревизии, обобщающей данные по наземным позвоночным в рамках единой и сопоставимой методологической основы. Пересмотрена таксономия многих групп, и накоплены материалы по распространению видов, в том числе за счет развития цифровых ресурсов (Vertebrates..., 2009; Kuzmin, 2012; Koblik, Arkhipov, 2014; Dunayev, Orlova, 2017; GBIF, 2025; IUCN, 2025; Portal..., 2025). Ключевым фактором стала разработка для территории России иерархической системы биомов (The Biomes..., 2018; Ogureeva, 2020, 2025), основанной на концепции биомной организации биосферы (Walter, Breckle, 1991). За базовый принят региональный уровень, на котором в пределах России выделено 66 биомов (Ogureeva, Bocharnikov, 2017). Этот уровень мы использовали для анализа видового богатства позвоночных.

Крупные размеры региональных биомов позволяют сгладить неравномерность фаунистической изученности и различия в подходах при проведении границ видовых ареалов, а использование единой сети территориальных единиц, выделенных по сходству биоты, обеспечивает сопоставимость результатов для всех исследуемых классов.

Цель работы – изучить пространственные изменения видового богатства позвоночных (млекопитающих, птиц, пресмыкающихся и земноводных) на территории России и выявить регионы их максимального разнообразия, используя биомный подход.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Территориальные единицы анализа: региональные биомы. Анализ проведен на основе выделенных 66 региональных биомов: 35 равнинных и 31 горный (The Biomes..., 2018). Биомы сгруппированы в широтные полосы, включающие равнинные одной природной зоны, и горные, нижние пояса которых соответствуют этой же зоне (табл. 1). На карте (рис. 1) они показаны одним цветом, но различаются номерами (1 – 35 – равнинные, 36 – 66 – горные). При анализе и на рис. 1 биомы гемибореальных (подтаежных) и неморальных лесов объединены из-за значимой роли в них широколиственных древесных пород. Важно отметить, что границы широтных полос не строго соответствуют географической широте, смещаясь к югу на востоке страны, а Крымско-Кавказские оробиомы входят в полосу неморальных лесов, хотя лежат южнее степных (см. рис. 1).

Таблица 1. Биомы России (по: The Biomes..., 2018 с изменениями)

Table 1. Biomes of Russia (after: The Biomes..., 2018 with changes)

| № биома / Biome num | Биомы равнин / Biomes of plains | № биома / Biome num | Биомы гор (оробиомы) / Mountain biomes (orobiomes) |
|--|---|------------------------|--|
| 1 | 2 | 3 | 4 |
| Высокоарктические тундровые / High Arctic Tundra | | | |
| 1 | Высокоарктический островной / Arctic islands (polar deserts) | 36 | Горных тундр высокоарктических островов / Mountain tundra of High Arctic Islands |
| Арктические и гипоарктические тундровые / Arctic and Hypoarctic tundra | | | |
| 2 | Новоземельско-Ямало- Гыданский / Novozemelsko-Yamalo-Gydan | 37 | Острова Врангеля / Wrangel Island |
| 3 | Таймыро-Восточносибирский / Taimyr-East Siberian | 38 | Урало-Сибирский / Middle Siberian |
| 4 | Чукотский / Chukchi | 39 | Чукотский / Chukchi |
| 5 | Кольско-Большеземельско-Тазовский / Kola-Bolshezemel'sko-Taz | 40 | Корякский / Koryak |
| 6 | Таймыро-Среднесибирский / Taimyr-Central Siberian | | |
| 7 | Лено-Колымский / Lena-Kolyma | | |
| 8 | Анадыро-Пенжинский Anadyr-Penzhin | | |

Продолжение табл. 1
Table 1. Continuation

| 1 | 2 | 3 | 4 |
|---|---|----|--|
| Бореальные гипоарктические лесотундровые и северотаёжные лесные / Boreal hypoarctic forest-tundra and northern taiga | | | |
| 9 | Кольско-Карельский / Kola-Karelian | 41 | Хибино-Североуральский / Khibiny-Northern Ural |
| 10 | Мезено-Печорский / Mezen'-Pechersky | 42 | Путорано-Анабарский / Putorana-Anabar |
| 11 | Западносибирский северный / Northern West Siberian | 43 | Верхояно-Колымский / Verkhoyano-Kolyma |
| 12 | Котуйско-Ленский / Kotui-Lena | 44 | Североохотский / Northern Okhotsk |
| 13 | Нижнеколымский / Nizhnekolymsky | | |
| 14 | Западнокамчатский субокеанический / West Kamchatka sub-oceanic | | |
| Бореальные средне- и южнотаёжные лесные / Boreal middle and southern taiga | | | |
| 15 | Ладожско-Вычегодский / Ladoga-Vychegodsky | 45 | Среднеуральский / Middle Ural |
| 16 | Приуральский / Priural'sky | 46 | Енисейского кряжа / Yenisei ridge |
| 17 | Обь-Иртышский / Ob'-Irtysk | 47 | Алтае-Саянский / Altai-Sayan |
| 18 | Верхневилуйский / Verkhnevilyuysky | 48 | Восточносаяно-Прибайкальский / Eastern Sayan-Baikal |
| 19 | Центральнаякутский / Central Yakutian | 49 | Тувино-Южнобайкальский / Sayan-Southern Transbaikal |
| 20 | Северосахалинский / Northern Sakhalin | 50 | Прибайкальско-Момский / Baikal-Moma |
| 21 | Ангарский / Angarsk | 51 | Северовостоchno-Забайкальский / North-Eastern-Transbaikal |
| 22 | Амуро-Зейский / Amur-Zeya | 52 | Южнозабайкальский / Southern Transbaikal |
| | | 53 | Алдано-Майский / Aldan-Maisky |
| | | 54 | Янкано-Джагдинский / Yankano-Dzhagdinsky |
| | | 55 | Южноохотский / Southern Okhotsk |
| | | 56 | Камчатско-Курильский / Kamchatka-Kuril |
| Гемибореальные широколиственно-хвойные и мелколиственные лесные (подтаёжные) / Hemiboreal broad-leaved, coniferous and small-leaved forests (subtaiga) | | | |
| 23 | Смоленско-Приволжский / Smolensk-Volga | | |
| 24 | Вятско-Камский / Vyatka-Kama | | |
| 25 | Западносибирский южный / Southern West Siberian | | |
| 26 | Амуро-Уссурийский / Amur-Ussuri | | |
| Неморальные хвойно-широколиственные, широколиственнолесные и лесостепные / Nemoral coniferous, broad-leaf forests and forest-steppe | | | |
| 27 | Днепровско-Приволжский / Dnieper-Volga | 57 | Северо-Западнокавказский / Northern Western-Caucasus |
| 28 | Заволжский / Zavolzhsky | 58 | Эльбрусский / Elbrus |
| 29 | Крымско-Кавказский / Crimean-Caucasian | 59 | Дагестанский / Dagestan |
| 30 | Тоболо-Приобский / Tobolo-Priobsky | 60 | Крымско-Новороссийский / Crimean-Novorossiysk |

Окончание табл. 1
Table 1. Continuation

| 1 | 2 | 3 | 4 |
|---|--|----|--|
| 31 | Зее-Буреинский / Zeya-Bureinsky | 61 | Западнокавказский (Сочинский) / Sochi (subtropical) |
| | | 62 | Южноуральский / Southern Ural |
| | | 63 | Сахалино-Сихотэ-Алиньский / Sakhalin-Sikhote-Alin |
| | | 64 | Сихотэ-Алиньский южный / Southern Sikhote-Alin |
| | | 65 | Южный Дальневосточный островной / Southern Far East of Islands |
| Степные и пустынно-степные / Steppe and desert-steppe | | | |
| 32 | Причерноморско-Предкавказский / Black Sea-Ciscaucasian | 66 | Юго-Восточноалтайско-Тувинский / South-Eastern Altai-Tuva |
| 33 | Заволжско-Кулундинский / Zavolzhsky-Kulunda | | |
| 34 | Даурский / Daurian | | |
| 35 | Прикаспийский пустынно-степной / Caspian desert-steppe | | |

Оценка видового богатства. Для каждого биома был составлен и верифицирован список видов наземных позвоночных. Работа включала несколько этапов.

1. Составление первичных списков. Проведена ревизия опубликованных ранее данных (Ogureeva, 2020, 2025). Новые первичные списки видов для каждого биома были сформированы путем наложения цифровых карт биомов и ареалов наземных позвоночных по (Vertebrates..., 2009; Kuzmin, 2012; Kalyakin, Voltzit, 2020; IUCN, 2025), а для птиц по Картографической базе данных Зоологического музея МГУ.

2. Корректировка и верификация. Полученные списки корректировали по литературным источникам (включая данные по ООПТ), открытым базам данных (GBIF, 2025; Portal..., 2025) и собственным наблюдениям авторов.

3. Критерии включения. В итоговый состав фауны биома включали автохтонные, интродуцированные и самостоятельно расселившиеся виды. Исключали виды, достоверно исчезнувшие, а также те, что заходят в биом лишь краем ареала по нетипичным для биома местообитаниям. Для птиц использованы гнездовые ареалы.

Картографический анализ и классификация. Пространственный анализ видового богатства выполнен в программе QGIS. Использована единая для всех классов шкала из семи градаций уровня богатства: полное отсутствие, очень низкое, низкое, умеренное, значительное, высокое и очень высокое. На картах (рис. 2 – 5) две градации («очень низкое» и «низкое») объединены. Количественные показатели каждой градации приведены в легендах к картам.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Млекопитающие. Видовое богатство териофауны в биомах России варьирует от 7 до 114 видов, демонстрируя общий рост с севера на юг (рис. 2, табл. 2). Мини-

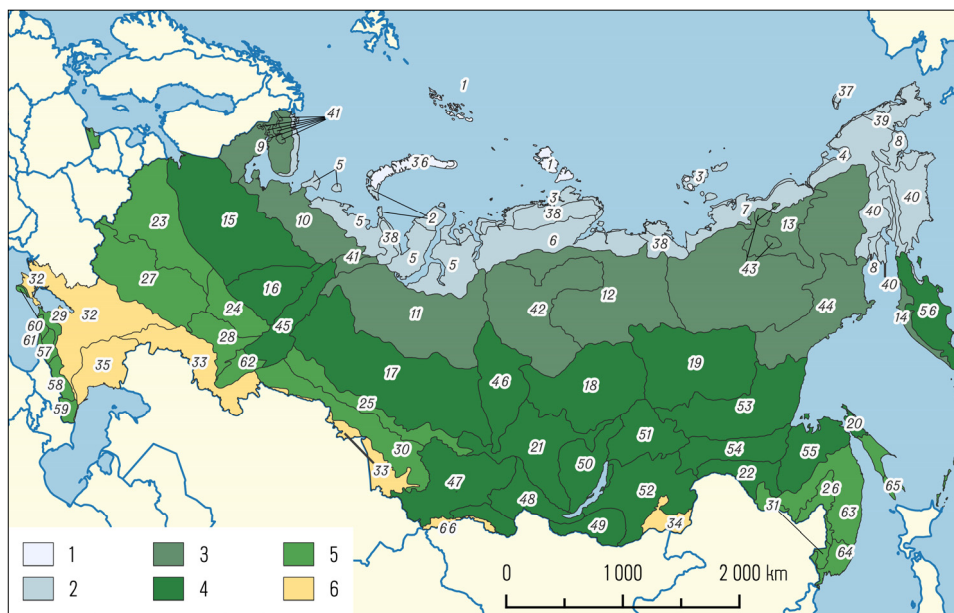


Рис. 1. Биомы России: 1 – высокоарктические тундровые; 2 – арктические и гипоарктические тундровые; 3 – бореальные гипоарктические лесотундровые и северотаёжные; 4 – бореальные средне- и южнотаёжные; 5 – гемибореальные (подтаёжные) и неморальные хвойно-широколиственные, широколиственнолесные и лесостепные; 6 – степные и пустынно-степные. Цифры на карте – номера биомов: 1 – 35 равнинных, 36 – 66 горных. Названия биомов см. табл. 1

Fig. 1. Biomes of Russia: 1 – High Arctic; 2 – Arctic and Hypoarctic tundra; 3 – Boreal Hypoarctic forest-tundra and northern taiga; 4 – Boreal taiga; 5 – Hemiboreal (subtaiga) and Nemoral broad-leaf forests and forest-steppe; 6 – Steppe and desert-steppe. The figures on the map are biome numbers: 1–35 plains, 36–66 mountainous. See Table 1 for biome names

мальные показатели (7 и 8 видов) характерны для островных высокоарктических тундр; на о. Врангеля отмечено 9 видов. Низкое видовое богатство – в 13 биомов, умеренное – в 15, значительное – в 16.

Высокий уровень разнообразия (74 – 97 видов) характерен для 17 биомов. Они формируют пояс, включающий равнинные биомы неморальных лесов, Южный Урал, примыкающие с востока бореальные биомы (Алтае-Саянский и, изолированно, Тувино-Южнобайкальский), а также пустынно-степной биом Прикаспия и Крымско-Кавказские оробиомы. Последние нарушают строгий широтный градиент, поскольку лежат южнее очага с более высокими (максимальными) показателями богатства. Отдельный очаг высокого разнообразия находится в неморальных лесах юга Дальнего Востока.

Максимальное видовое богатство (113 и 114 видов) приурочено к степной зоне, протянувшейся от Причерноморья до Алтая и сужающейся за Уралом (биомы 32 и 33).

ВИДОВОЕ БОГАТСТВО И РЕГИОНЫ ВЫСОКОГО РАЗНООБРАЗИЯ

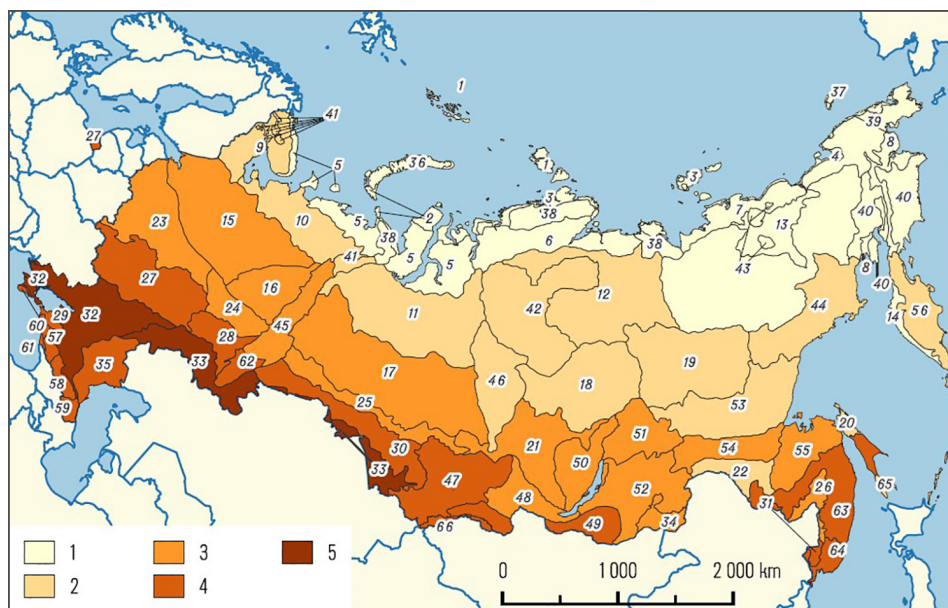


Рис. 2. Видовое богатство млекопитающих в биомех России. Количество видов: 1 – 7–31, 2 – 34–51, 3 – 56–71, 4 – 74–97, 5 – 113–114

Fig. 2. Species richness of mammals in the biomes of Russia. Number of species: 1 – 7–31, 2 – 34–51, 3 – 56–71, 4 – 74–97, 5 – 113–114

Таблица 2. Средние показатели видового богатства наземных позвоночных по широтным полосам в равнинных и горных биомех

Table 2. Average species richness of terrestrial vertebrates across latitudinal bands in plain and mountain biomes

| Широтная полоса / Latitudinal band | Млекопитающие / Mammals | | Птицы / Birds | | Пресмыкающиеся / Reptiles | | Земноводные / Amphibians | |
|---|----------------------------|---------------------|---------------------|---------------------|------------------------------|---------------------|-----------------------------|---------------------|
| | Равнины / Plains | Горы / Mountains | Равнины / Plains | Горы / Mountains | Равнины / Plains | Горы / Mountains | Равнины / Plains | Горы / Mountains |
| Высокоарктические тундры / High Arctic tundra | 8 | 7 | 21 | 43 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Арктические и гипоарктические тундры / Arctic and Hypoarctic tundra | 24 | 23 | 102 | 88 | 0.1 | 0.3 | 1.0 | 1.3 |
| Гипоарктическая лесотундра и северотаёжная / Hypoarctic forest- tundra and northern taiga | 37 | 35 | 154 | 134 | 1.0 | 1.3 | 3.2 | 3.0 |
| Средне- и южнотаёжная / Middle and southern taiga | 50 | 63 | 190 | 203 | 3.6 | 3.9 | 5.6 | 4.5 |
| Подтаёжные и неморальные леса, лесостепь / Subtaiga and nemoral forest, forest-steppe | 73 | 78 | 205 | 170 | 8.4 | 16.6 | 10.3 | 9.2 |
| Степная и пустынная / Steppe and desert | 94 | 90 | 200 | 199 | 17.3 | 9.0 | 7.3 | 5.0 |

Птицы. Богатство гнездовой авифауны варьирует от 21 до 275 видов. Оно минимально в высокоарктическом островном биоме (21 вид) и на острове Врангеля (34 вида). Бедность видового состава (до 75 видов) характерна еще для пяти биомов, в том числе для Урало-Сибирского и Лено-Колымского гипоарктическо-тундровых. В других шести гипоарктических тундровых биомов гнездится 100 – 103 вида. Южнее: в гипоарктическо-таежных, северотаежных лесах, а также в трех несходных биомов (Сверсасхалинском среднетаежном, Даурском степном и Сочинском неморальном), – показатели растут, но остаются низкими (113 – 139 видов) (см. рис. 3).

Биомы с умеренным богатством авифауны (13 биомов) в европейской части России и Западной Сибири расположены севернее, чем в Средней Сибири и на востоке страны; они также отмечены на Южном Урале и в Крымско-Кавказском регионе. Значительные показатели (18 биомов) встречаются от гипоарктическо-таежных лесов до Юго-Восточноалтайско-Тувинских степей и пустынь Прикаспия, заметно проникая на юг в Предуралье и по Уралу.

Высокое богатство (216 – 249 видов) отмечено в 14 биомов, образующих два очага. Один простирается от полосы средне- и южнотаежных лесов (биомы Ладожско-Вычегодский, Обь-Иртышский и Ангарский) до степей включительно, на восток – до юго-восточного Забайкалья. Другой очаг находится на Дальнем Востоке, где в Сахалино-Сихотэ-Алиньском биоме отмечены наибольшие показатели в этой группе.

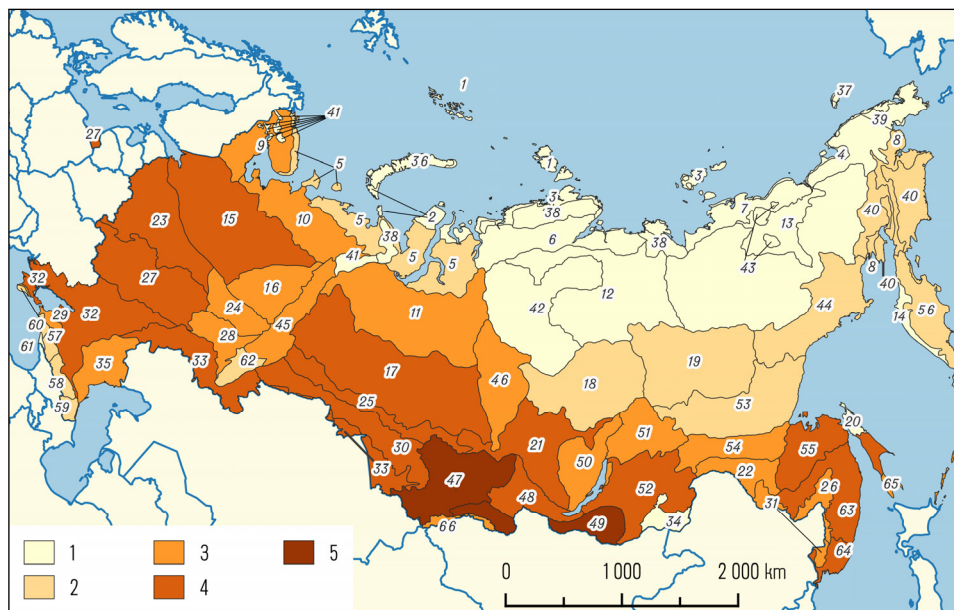


Рис. 3. Видовое богатство птиц в биомов России. Количество видов: 1 – 21 – 139, 2 – 145 – 161, 3 – 168 – 209, 4 – 216 – 249, 5 – 262, 275.

Fig. 3. Species richness of birds in the biomes of Russia. Number of species: 1 – 21–139, 2 – 145–161, 3 – 168–209, 4 – 216–249, 5 – 262, 275

ВИДОВОЕ БОГАТСТВО И РЕГИОНЫ ВЫСОКОГО РАЗНООБРАЗИЯ

Максимальным богатством авифауны (262 и 275 видов) характеризуются два бореальных оробиома – Тувино-Южнобайкальский и Алтае-Саянский, которые, несмотря на разделяющий их биом, можно считать единым Алтае-Саяно-Забайкальским очагом.

Пресмыкающиеся. Количество видов пресмыкающихся в биоме варьирует от 0 до 37. Они полностью отсутствуют в 14 высокоарктических, арктических и гипоарктических биомов (см. рис. 4). Южнее, в 8 тундровых биомов, встречается только живородящая ящерица, *Zootoca vivipara* (Lichtenstein, 1823), хорошо адаптированная к суровым условиям Субарктики. Однако в двух из этих биомов (38 и 43) она отмечена не повсеместно, из-за чего на карте пришлось показать распространение живородящей ящерицы на уровне подбиомов.

В 8 гипоарктических лесотундровых и северотаежных биомов к ящерице добавляется обыкновенная гадюка (*Vipera berus* Linnaeus, 1758), которой также свойственно живорождение. Таким образом, почти в половине биомов России (в 30) обитает не более двух видов пресмыкающихся. Умеренное количество видов известно в 12 бореальных, гемибореальных, неморальных и степных биомов; значимое – в других 12 биомов тех же широтных поясов.

Высокое разнообразие (11 – 22 вида) образует два очага. Один лежит в неморальных лесах и степях Европейской России и тянется по югу страны до Алтая,

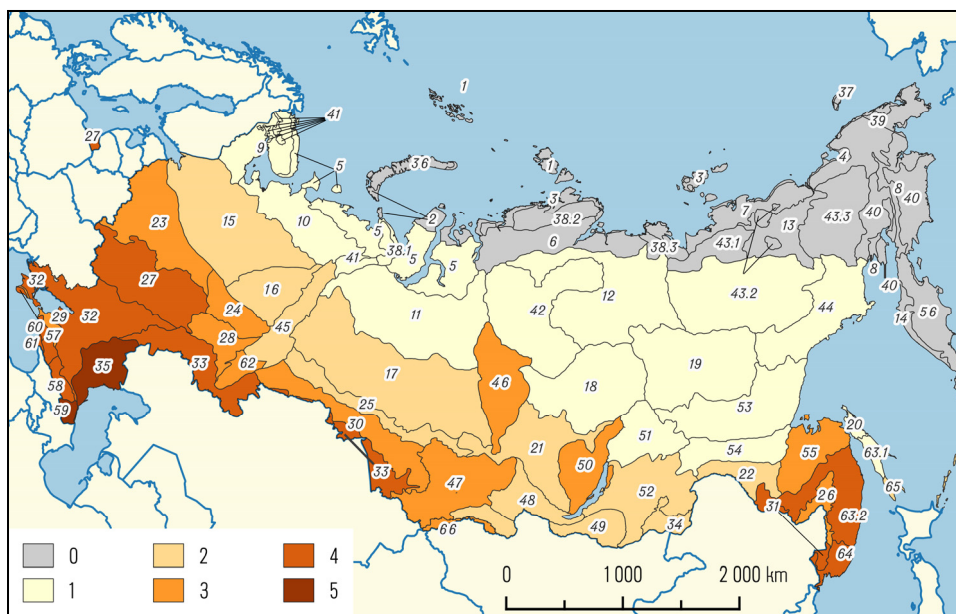


Рис. 4. Видовое богатство пресмыкающихся в биомов России. Количество видов: 0 – 0, 1 – 1–2, 2 – 2–4–5, 3 – 6–10, 4 – 11–22, 5 – 31, 37

Fig. 4. Species richness of reptiles in the biomes of Russia. Number of species: 0 – absent, 1 – 1–2, 2 – 2–4–5, 3 – 6–10, 4 – 11–22, 5 – 31, 37

достигая максимума в Крымско-Новороссийском биоме. Второй очаг находится на юге Дальнего Востока (11 – 12 видов).

Максимальные показатели (31 и 37 видов) отмечены в Дагестанском оробиоме и соседнем пустынно-степном Прикаспийском биоме.

Земноводные. Видовое богатство амфибий колеблется от 0 до 13 видов. Они отсутствуют в пяти высокоарктических и арктических биомах (см. рис. 5), что связано с невозможностью жизнедеятельности в регионах с отрицательными среднегодовыми температурами. Южнее и восточнее в 8 арктических и гипоарктических тундровых биомах встречается только сибирский углозуб – *Salamandrella keyserlingii* Dybowski, 1870. Это уникальное по морозоустойчивости земноводное: взрослые особи переносят понижение температуры тела до -40°C и сохраняют подвижность при $+1^{\circ}\text{C}$ (Kuzmin, 2012). В лесотундровых и северотаежных биомах востока Сибири к нему добавляется сибирская лягушка *Rana amurensis* (Boulenger, 1886).

От 3 до 5 видов встречается в 22 биомах, что составляет треть от их общего числа. Шесть видов известно в пяти биомах, 7 – в трех, и 8 – лишь в одном (Дагестанском).

Регионы высокого разнообразия (9 – 12 видов) размещены двумя очагами (см. рис. 5). Один – на юге Дальнего Востока, где в четырех биомах (26, 31, 63 и 64) обитает по 9 видов. Другой, обширный очаг, также включает биомы с 9 видами (лесостепи Западной Сибири (30), Предкавказье и запад Кавказа (32, 57, 61)), а его

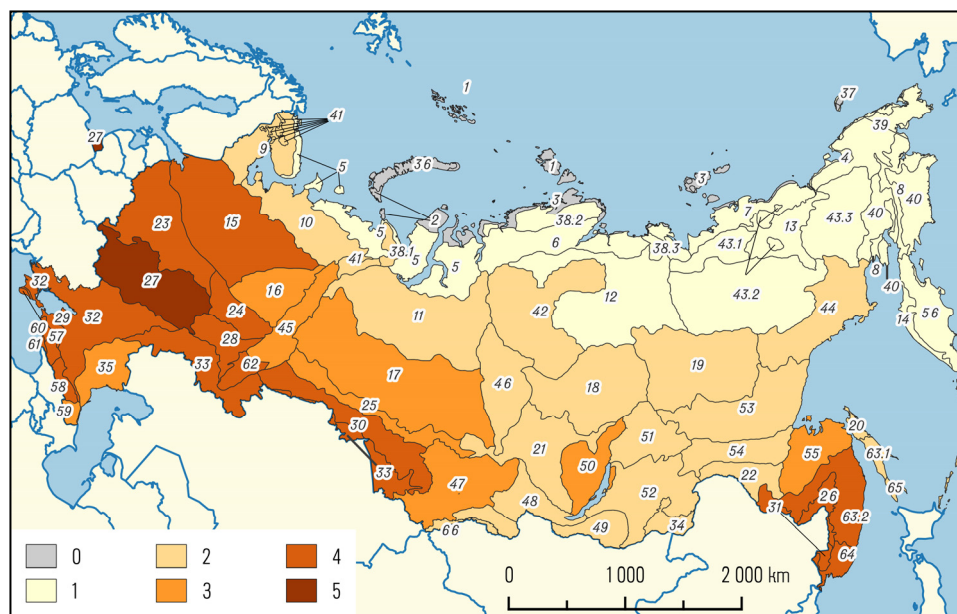


Рис. 5. Видовое богатство земноводных в биомах России. Количество видов: 0 – не обитают, 1 – 1–2, 2 – 3–5, 3 – 6–8, 4 – 9–12, 5 – 13

Fig. 5. Species richness of amphibians in the biomes of Russia. Number of species: 0 – absent, 1 – 1–2, 2 – 3–5, 3 – 6–8, 4 – 9–12, 5 – 13

ВИДОВОЕ БОГАТСТВО И РЕГИОНЫ ВЫСОКОГО РАЗНООБРАЗИЯ

верхние значения (12 видов) отмечены в Вятско-Камском, Крымско-Кавказском и Эльбрусском биомах (24, 29, 58).

Максимальное разнообразие земноводных (13 видов) отмечено в неморальном Днепровско-Приволжском биоме (27).

Совмещение регионов повышенного видового богатства. При совместном рассмотрении зон высокого и максимального (далее обе зоны вместе: повышенного) разнообразия выявляются области их перекрытия для позвоночных разных классов.

• **4 класса:** повышенное разнообразие всех четырех классов совпадает в пяти биомах (27, 32, 33, 63, 64).

• **3 класса:** в шести биомах совпадает повышенное богатство трех классов в разных сочетаниях: без птиц – в пяти биомах (31, 57 – 61), без пресмыкающихся – в одном (30).

• **2 класса:** в девяти биомах совпадает повышенное разнообразие двух классов: млекопитающих с земноводными (28, 29, 62), млекопитающих с пресмыкающимися (35, 59), млекопитающих с птицами (47, 49) или птиц с земноводными (15, 13).

Не перекрываются (1 класс): в биоме 66 отмечено повышенное разнообразие только млекопитающих, в шести биомах (17, 21, 25, 48, 55, 52) – только птиц, в двух (24, 26) – только земноводных. Для пресмыкающихся «эксклюзивных» биомов не выявлено.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Полученные нами результаты в первую очередь подтверждают глобальную закономерность: видовое богатство наземных позвоночных увеличивается с севера на юг. Обеднение фауны в высоких широтах связано как с суровым климатом, так и с островной изоляцией многих арктических биомов. Оно сопровождается также падением таксономического разнообразия. На севере исчезают на уровне классов – пресмыкающиеся и земноводные, на уровне отрядов: у млекопитающих – рукокрылые, насекомоядные, на о. Врангеля и зайцеобразные (Khlyar et al., 2024), а среди гнездящихся птиц преобладают виды из ржанкообразных, воробьеобразных и гусеобразных, совсем нет видов из 8 отрядов, а дятлообразные начинают встречаться лишь с северной тайги.

Все очаги с максимальными показателями видового богатства лежат на юге России, и лишь у земноводных слегка смещен к северу (см. рис. 2 – 5). Их расположение для каждого класса уникально и преподносит сюрпризы.

Так, вопреки прежним данным об очагах разнообразия млекопитающих в горах Сибири и Дальнего Востока (Shvarts et al., 1995), наши результаты показывают приуроченность максимума к двум равнинным степным биомам. Как и многие биомы, эти два внутренне неоднородны. В пределах Причерноморско-Предкавказского биома (32) териофауна меняется как по долготе (представители таежной фауны на севере и кавказской – на юге), так и по широте (Ogureeva, 2020). В примыкающем с востока Заволжско-Кулундинском биоме (33) наблюдается смена видового состава с запада на восток: хомячок Эверсмана, *Allocricetulus evermanni*

(Brandt, 1859) сменяется на востоке биом барабинским, *Cricetulus barabensis* (Pallas, 1773) и джунгарским, *Phodopus sungorus* (Pallas, 1773). В итоге суммарное видовое разнообразие в каждом из этих двух биомов оказалось очень высоким.

Максимальное разнообразие в степных биомов связано и с коренным изменением населения грызунов в связи с распашкой степей и созданием лесополос. В биоме 33 пахотные земли занимают 44.7% площади, в биоме 34 – 38.7%. На обширных пространствах полей вместо степных видов поселились луговые (Neronov et al., 2001), а в лесополосах – лесные.

Не менее интересна ситуация с птицами, чей максимум разнообразия отмечен в горном Алтае-Саянском и частично в Забайкальском регионах. Если по традиционным представлениям (Stegman, 1938) самой богатой авифауной в России отличался Дальний Восток, а Алтай-Саянские горы и Кавказ занимали второе и третье места, то наши данные выдвигают на первую позицию именно горные системы Южной Сибири.

Видовое богатство птиц Алтае-Саянской горной страны и Западного Забайкалья объясняется уникальными природными особенностями региона. Здесь развита высотная поясность, вплоть до нивального пояса, что увеличивает разнообразие условий. Глубоко проникают пустынно-степные виды птиц по бортам речных долин и котловинам из лежащих западнее, севернее и южнее аридных ландшафтов. Происходит широкий взаимообмен таёжными видами между обширными пространствами равнинной тайги севернее и лесных поясов гор. Не исключено, что некоторую роль сыграл подход к выделению биомов и их структура. В этом регионе степные экосистемы, располагаясь на склонах и в котловинах, мозаично вплетены в другие экосистемы горных поясов, и потому объединены в единый биом. На Кавказе степи предгорий, а на юге Дальнего Востока – лесостепи равнин удалось выделить в отдельные биомы. Именно добавление степной авифауны к таежной и дало максимальные показатели видового богатства птиц в Тувино-Южнозабайкальском и Алтае-Саянском биомов.

Неожиданно из областей повышенного разнообразия птиц выпали биомы Кавказа, хотя именно там совпадают очаги видового разнообразия млекопитающих, пресмыкающихся и земноводных. В немалой степени это связано с мобильностью птиц, из-за чего формирование эндемизма на видовом уровне среди птиц ниже, чем у позвоночных других классов.

Для экотермных позвоночных, чье распространение жестко лимитировано климатом, размещение очагов разнообразия более предсказуемо. Максимум видового богатства пресмыкающихся ожидаемо отмечен в двух соседних южных биомов – неморальном горном Дагестанском (31 вид) и пустынно-степном Прикаспийском (37 видов). Здесь сочетаются наиболее благоприятные условия для существования этих животных: высокая температура воздуха и засушливый климат, а также разнообразие пригодных для рептилий экосистем равнин, побережья Каспийского моря и предгорий Кавказа. Многие обитающие здесь виды относятся к эндемикам Кавказа или проникают в Россию с юга (Азербайджан или Иран) и в пределах нашей страны встречаются только здесь.

Максимальное видовое богатство земноводных (13 видов) отмечено лишь в одном неморальном Днепровско-Приволжском биоме (27). Сам по себе этот биом

неоднороден и представлен двумя вариантами – широколиственнолесным и лесостепным, что уже создает хорошую основу для разнообразия. Однако его выход на первое место по числу видов амфибий обеспечен не только структурой, но и уникальным фактором. В состав этого биома входит географический изолят – Калининградская область, климат которой значительно мягче и влажнее. Именно там встречается камышовая жаба (*Epidalea calamita* Laurenti, 1768), которая отсутствует в других регионах России. Таким образом, один «дополнительный» вид, имеющий ограниченное распространение, поднимает видовое богатство этого биома до максимального значения. Без него разнообразие земноводных здесь не превышало бы трёх других богатых биомов (24, 29, 58), где отмечено 12 видов.

Интересно, что биомы с максимальными показателями видового богатства, у каждого класса свои, но если рассматривать их вместе с регионами высокого видового разнообразия, то образуются две области перекрывания. Первый комплексный очаг протянулся от западных границ России до Алтая, охватывая степные биомы (32, 33) (центр разнообразия млекопитающих) и примыкающий к ним в европейской части с севера неморальный биом 27 (центр богатства земноводных). Факторы, обеспечившие здесь повышенное разнообразие каждого из классов, те же, что и для млекопитающих. Это, во-первых, коренная перестройка ландшафтов из-за распашки и создания лесополос, что позволило лесным, полевым и луговым видам проникнуть в степь (Опарин, Опарина, 2010). Во-вторых, это огромная протяженность биомов с запада на восток, благодаря чему в их фауну включаются как европейские, так и сибирские виды, в том числе близкородственные викарирующие пары, такие как обыкновенная, *Streptopelia turtur* Linnaeus, 1758, и большая, *S. orientalis* (Latham, 1790) горлицы, или степной, *Melanocorypha calandria* (Linnaeus, 1766) и чёрный, *M. yeltoniensis* (J. R. Forster, 1768) жаворонки. Наконец, дополнительный вклад вносит наличие водных экосистем, благоприятных для теплолюбивой водной и околотоводной фауны.

Второй комплексный очаг – оробиомы юга Дальнего Востока (63 и 64), что в целом соответствует традиционным представлениям. Высокое видовое богатство здесь обусловлено мягким климатом, разнообразием биотопов и их сложной структурой, особенно в хвойно-широколиственных лесах. Немаловажно взаимопроникновение северных горных элементов и южных равнинных, а также видов из Восточной Азии, в том числе из тропиков (Nazarenko, 1990a, b и др.). Однако антропогенная трансформация ландшафтов, их фрагментация и прямое уничтожение животных в последние столетия сильно подорвали этот природный потенциал, и регион утратил былое первенство по уровню богатства фауны. По нашим данным, хотя показатели видового богатства в этих двух биомах и относятся к категории высоких, почти все они (за исключением птиц в биоме 63) лежат у самой нижней границы выделенного диапазона.

Наши материалы показывают, что горные биомы по видовому разнообразию наземных позвоночных в среднем мало отличаются от равнинных (см. табл. 2), но формирование фаун в горах и на равнинах имеет для каждого из изученных классов свою специфику. Кроме того, оробиомы имеют иной характер изменения пространственных градиентов видового богатства, нежели равнинные биомы. Сло-

жившееся ранее представление о повышении разнообразия позвоночных в горах Кавказа, Алтае-Саянского региона и Дальнего Востока отчасти связано с размещением этих гор на юге страны и общим ростом видового богатства к югу. Однако на Кавказе разнообразие млекопитающих, птиц и земноводных ниже, чем в биоме, расположенных севернее, а для рептилий его максимум отмечен лишь на востоке Кавказа. В Алтае-Саянском регионе показатели разнообразия млекопитающих и птиц выше, чем в других биоме этой широтной полосы, но для экотермных позвоночных они не повышаются. На Сихотэ-Алине отмечается повышенное видовое богатство каждого из четырех классов, но его значения ниже, чем в горах, расположенных западнее.

В заключение коснемся методологических аспектов. Нельзя исключать, что некоторые описанные эффекты, особенно «рекордные» показатели в наиболее протяженных биоме, могут быть отчасти связаны с самим алгоритмом выделения территориальных единиц. В пределах таких крупных биоме, вытянутых в широтном или долготном направлениях, неизбежно происходят заметные изменения фауны, и суммарный список видов может искусственно завышаться за счет такой внутренней неоднородности.

Использование в будущем более мелких территориальных единиц – например, вариантов биоме (подбиоме), на которые разделены многие из 66 биоме (Ogureeva, 2020, 2025) – возможно, покажет лучшие результаты, и для пресмыкающихся и земноводных мы вынуждены были перейти на севере страны на уровень подбиоме, чтобы избежать ложной визуализации далекого проникновения этих животных в холодные регионы. Тем не менее, проделанная нами работа на выбранном масштабе позволила выявить общие закономерности и, что более важно, ключевые отклонения от них в размещении видового богатства позвоночных разных классов на территории России.

ВЫВОДЫ

1. Для всех классов наземных позвоночных России подтвержден общий градиент роста видового богатства с севера на юг, сопровождаемый падением таксономического разнообразия в высоких широтах. Однако эта закономерность не является абсолютной и нарушается, в частности, некоторым снижением показателей на Северном Кавказе.

2. Регионы максимального видового богатства для каждого класса позвоночных уникальны. При этом зоны повышенного разнообразия для всех четырех классов совпадают в двух ключевых очагах. Первый – равнинный, приурочен к степным биоме, а в европейской части России и к неморальному, протягиваясь от западных границ страны до Алтая. Второй – горный, на юге Дальнего Востока.

3. Формирование равнинного очага повышенного разнообразия всех наземных позвоночных связано с благоприятными климатическими условиями при сохранении фрагментов степных и опустыненных участков, с коренной перестройкой структуры значительных площадей биоме из-за распахки, сочетающейся с вырубкой лесов, и устройства лесополос, а также с большой протяженностью био-

мов с запада на восток из-за чего в один и тот же биом попадают викарирующие виды или группы видов.

4. Полученные результаты заметно корректируют существовавшие ранее представления о центрах разнообразия. Юг Дальнего Востока, оставаясь важным очагом, не является регионом максимального видового богатства ни для одного из классов наземных позвоночных. Алтай-Саяно-Забайкальский регион – центр максимального разнообразия только для птиц, для млекопитающих это регион высокого разнообразия, а для эктотермных позвоночных – умеренного. Северный Кавказ выступает в качестве основного очага лишь для пресмыкающихся. При этом видовое богатство млекопитающих там высокое, земноводных – высокое, но в восточной части умеренное, а у птиц – чаще умеренное, а на юго-западе – низкое.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

Bobrov V. V., Warshavsky A. A. Diversity of reptiles of the fauna of Russia. *Actual Problems of Herpetology and Toxinology*, 2007, iss. 10, pp. 15–20 (in Russian).

Bobrov V. V., Warshavsky A. A. Diversity of amphibians (Amphibia) of the fauna of Russia. *The Problems of Herpetology. Proceedings of the IV Meeting of the A. M. Nikolsky Herpetological Society*. Saint Petersburg, Russian collection, 2011, pp. 31–35 (in Russian).

Currie D. J. Energy and large-scale patterns of animal and plant-species richness. *The American Naturalist*, 1991, vol. 137, no. 1, pp. 27–49. <https://doi.org/10.1086/285144>

Dunayev E. A., Orlova V. F. *Amphibians and Reptiles of Russia. Atlas-key*. 2nd edition. Moscow, Phytos XXI, 2017. 328 p. (in Russian).

GBIF: The Global Biodiversity Information Facility. What is GBIF? 2025. Available at: <https://www.gbif.org/what-is-gbif> (accessed July 3, 2025).

Hawkins B. A., McCain C. M., Davies T. J., Buckley L. B., Anacker B. L., Cornell H. V., Damschen E. I., Grytnes J.-A., Harrison S., Holt R. D., Kraft N. J. B., Stephens P. R. Different evolutionary histories underlie congruent species richness gradients of birds and mammals. *Journal of Biogeography*, 2012, vol. 39, iss. 5, pp. 825–841. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2011.02655.x>

IUCN. The IUCN Red list of threatened species. Version 2025-1. 2025. Available at: <https://www.iucnredlist.org>. (accessed on July 3, 2025).

Kalyakin M. V., Voltzit O. V., eds. *Atlas of the Breeding Birds of European Part of Russia*. Moscow, “Fiton XXI”, 2020. 908 p. (in Russian).

Khlyap L. A., Grishchenko M. Y., Varshavskiy A. A. Mammal diversity of Russian mountain regions. *Biology Bulletin*, 2024, vol. 51, suppl. 2, pp. S149–S159. <https://doi.org/10.1134/S1062359024611169>

Koblik E. A., Arkhipov V. Yu. Avifauna of the States of Northern Eurasia (former USSR): Checklists. *Zoologicheskie issledovaniya*, 2014, no. 14. 171 p. (in Russian).

Kuzmin S. L. *Amphibians of the former USSR* (2nd edition, revised). Moscow, KMK Scientific Press Ltd, 2012. 370 p. (in Russian).

Lisovsky A. A. Analysis of the qualitative and spatial structure of data on the distribution of mammals in the European part of Russia. In: Lisovsky A. A., Stakheev V. V., Saveljev A. P., Ermakov D. G., Glazov D. M., Obolenskaya E. V., Sheftel B. I., Titov S. V., eds. *Atlas of Mammal Distribution in the European part of Russia*. Moscow, KMK Scientific Press, 2025, pp. 29–37 (in Russian).

Neronov V. M., Khlyap L. A., Tupikova N. V., Warshavsky A. A. Formation of rodent communities in arable lands of Northern Eurasia. *Russian Journal of Ecology*. 2001, vol. 32, iss. 5, pp. 326–333. <https://doi.org/10.1023/A:1011922226754>

Nazarenko A. A. Avifaunistic exchange between North and South Asia on the eastern periphery of the continent: The last glacial-interglacial cycle. *Zhurnal Obshchei Biologii*, 1990a, vol. 51, no. 1, pp. 89–106 (in Russian).

Nazarenko A. A. Recent history of the East Palearctic avifauna: Transzonal interchange of the forest elements between South and North Asia since the last 35 000 years. *Proceedings of the International 100. Deutsche Ornithologen Gesellschaft Meeting*. Bonn, Verlag der Deutschen Ornithologen-Gesellschaft, 1990b, pp. 81–87.

Ogureeva G. N., Bocharnikov M. V. Orobiomes as the basic units of the regional evaluation of biodiversity of the mountain regions. *Ekosistemy: Ekologiya i dinamika*, 2017, vol. 1, no. 2, pp. 52–81 (in Russian).

Ogureeva G. N., ed. *Biodiversity of Biomes of Russia. Plain Biomes*. Moscow, Institute of Global Climate and Ecology Publ., 2020. 623 p. (in Russian).

Ogureeva G. N., ed. *Biodiversity of Mountain Biomes in Russia*. Moscow, Moscow University Press, 2025. 792 p. (in Russian).

Oparin M. L., Oparina O. S. Bird and mammal complex transformation of steppe ecosystems under ploughing up (with Saratov steppes as examples). *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2010, no. 4, pp. 361–373 (in Russian).

Pianka E. R. Latitudinal gradients in species diversity: A review of concepts. *The American Naturalist*, 1966, vol. 100, pp. 33–46. <https://doi.org/10.1086/282398>

Portal Mammals of Russia, 2025. Available at: <https://rusmam.ru/> (accessed July 3, 2025).

Shvarts E. A., Pushkaryov S. V., Krever V. G., Ostrovsky M. A. Geography of mammal diversity and searching for ways to predict global changes in biodiversity. *Journal of Biogeography*, 1995, vol. 22, no. 4/5, pp. 907–914. <https://doi.org/10.2307/2845991>

Stegman B. K. *Fundamentals of the Ornithogeographic Division of the Palearctic, Fauna of the USSR. Birds*. Moscow, USSR Academy of Sciences Publ., 1938, vol. 1. 156 p. (in Russian).

Terent'ev P. V. Attempt at application analysis of variation to the qualitative richness of the fauna of terrestrial vertebrates of the U.S.S.R. *Vestnik Leningradskogo Universiteta. Seriya Biologii*, 1963, no. 21, pp. 19–26 (in Russian, English translation by Maly E. J., edited by Pianka E. R., Smithsonian Herpetological Information Services, 1968). Udvardy, M.D.F. <https://doi.org/10.5479/si.23317515.11>

The Biomes of Russia. The map. Scale 1:7,500,000. Moscow, WWF-Russia, 2018, 1 list.

Vertebrates in Russia. Information-searching system. Moscow, 2009. Available at: <https://www.sevin.ru/vertebrates/> (accessed July 3, 2025).

Walter H., Breckle S.-W. *Ökologische Grundlagen in Global Sicht*. Stuttgart, Stuttgart Gustav Fischer Verlag, 1991. 238 S.

Species richness and regions of high diversity of terrestrial vertebrates in Russia

L. A. Khlyap ^{1✉}, E. A. Koblik ², V. V. Bobrov ¹, A. A. Varshavskiy ¹

¹ A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences
33 Leninsky Pros., Moscow 119071, Russia

² Zoological Museum of Moscow State University
2 Bolshaya Nikitskaya St., Moscow 125009, Russia

Received: July 27, 2025 / revised: August 20, 2025 / accepted: August 20, 2025 / published: December 17, 2025

Abstract: A revision of the species richness of four vertebrate classes (mammals, birds, reptiles, and amphibians) within the territory of Russia was conducted. The regional-level biome was adopted as the territorial unit. An increase in species richness towards the south is characteristic for all classes, with specific differences for each class reflected on our plotted maps. The zones of high diversity partially overlap; however, the biomes with the maximum values do not coincide. For mammals, these are the Black Sea-Ciscaucasian (113 species) and the Zavolzhsky-Kulunda (114 species) steppe biomes. For birds, they are the Sayan-Southern Transbaikal (262 species) and the Altai-Sayan (275 species) orobiomes. For reptiles, it is the Dagestan orobiome (31 species) and the Caspian desert-steppe biome (37 species). For amphibians, it is the Dnieper-Volga biome, which includes the Kaliningrad region (13 species).

Keywords: Mammalia, Aves, Reptilia, Amphibia, biodiversity, biomes

Funding: The work was carried out as part of the state assignments of the A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences: “Fundamental Principles of Conservation of Living Nature and Sustainable Natural Resource Management” (project No. FFER-2024-0022), “Taxonomic and Biocorrelation Analysis of the Animal World as a Basis for Studying and Preserving the Structure of Biological Diversity” (section 0110, project number 18-1-21, CITIS project number 121032300105-0).

Ethics approval and consent to participate: This work does not contain laboratory or field studies of humans or animals.

Competing interests: The authors have declared that no competing interests exist.

For citation: Khlyap L. A., Koblik E. A., Bobrov V. V., Varshavskiy A. A. Species richness and regions of high diversity of terrestrial vertebrates in Russia. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2025, no. 4, pp. 481–497 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2025-4-481-497>

✉ **Corresponding author:** Laboratory for Biodiversity Conservation and Bioresources, A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences, Russia.

ORCID and e-mail addresses: Liudmila A. Khlyap: <https://orcid.org/0000-0001-7698-5887>, khlyap@mail.ru; Evgeniy A. Koblik: <https://orcid.org/0000-0002-3298-6578>, koblik@zmmu.msu.ru; Vladimir V. Bobrov: <https://orcid.org/0000-0001-6756-516X>, vladimir.v.bobrov@gmail.com; Alexander A. Varshavskiy, <http://orcid.org/0000-0001-9202-0188>, ulvhare@sev-in.ru.

ЮБИЛЕИ

Джаныбекский стационар – форпост защитного лесоразведения в полупустыне северного Прикаспия (к 75-летию юбилею)

Джаныбекский стационар Института лесоведения РАН был создан в 1950 г. в составе Комплексной экспедиции АН СССР по вопросам полезащитного лесоразведения во исполнение Постановления Совета Министров СССР от 28 октября 1948 г. «О плане полезащитных лесонасаждений, внедрения травопольных севооборотов, строительства прудов и водоемов для обеспечения высоких устойчивых урожаев в степных и лесостепных районах Европейской части СССР». Целью его создания стала необходимость разработки способов выращивания лесных насаждений в богарных условиях в исконно безлесной полупустыне Северного Прикаспия, где должна была пройти трасса Государственной защитной лесной полосы «Чапаевск – Владимировка».

К реализации этих работ были привлечены лучшие представители отечественной науки – сотрудники академических институтов и учебных заведений. Общее научное руководство осуществлял основатель биогеоценологии академик В. Н. Сукачев. Бессменным научным руководителем Джаныбекского стационара до 1979 г. был профессор, лауреат Государственной премии СССР А. А. Роде, основоположник учения о почвенной влаге. Под их руководством была построена усадьба стационара и создан агролесомелиоративный комплекс, в состав которого вошел участок Государственной лесной полосы, два дендрария (на падине с лугово-каштановыми почвами и на предварительно мелиорированных почвах трехчленного солонцового комплекса), массивные многорядные лесонасаждения, сад, ягодники, узкополосные агролесомелиоративные системы шириной 200, 400 и 1000 м, также был выделен участок с заповедным режимом.

На стационаре была успешно реализована идея комплексных биогеоценологических исследований с привлечением сотрудников из разных академических институтов и учебных заведений. Большой вклад в его деятельность внесли Б. Д. Абатуров, М. М. Абрамова, Г. С. Базыкина, А. Ф. Большаков, С. Н. Карандина, Г. В. Линдеман, Г. П. Максимюк, М. Н. Польский, И. Н. Оловянная, Н. Г. Сенкевич, Т. А. Соколова, С. Д. Эрперт и многие другие ученые.

Особо стоит отметить следующие результаты. Был разработан и внедрен способ самомелиорации солончаковых солонцов методами агролесомелиорации, который позволил выращивать зерновые культуры и многолетние травы в локальных узкополосных агролесомелиоративных системах. Был подобран ассортимент деревьев и кустарников, разработаны и реализованы оптимальные технологии выра-



Начало создания Джаныбекского стационара (1952 – 1953 гг.)

Beginning of the creation of the Dzhanibek Station (1952–1953)

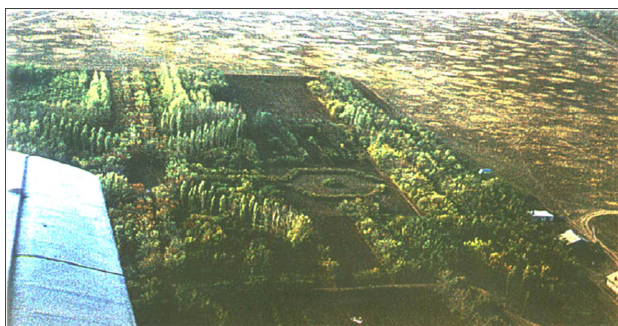
щивания устойчивых лесных культур на солончаковых солонцах, светло-каштановых и лугово-каштановых типах почв. Было выявлено постепенное потепление климата более чем на два градуса за 75-летний период и его воздействие на лесные и зерновые культуры, целинные травяные фитоценозы и животный мир. Было установлено влияние лесонасаждений на гнездование и миграционные пути птиц, динамику численности травоядных и хищных животных. Всего по материалам стационара опубликовано около 900 научных работ (монографий, статей и тезисов), которые раскрывают механизмы функционирования и причинно-следственное взаимодействие основных биогеоценотических компонентов природной среды. Осязаемым практическим итогом этих работ можно считать созданный в природе лесной агролесомелиоративный оазис, а также защиту 47 кандидатских и докторских диссертаций за весь период существования стационара.

Созданные в богарных условиях разнообразные натурные модели лесоаграрных комплексов представляют собой уникальный научный эксперимент. При этом отличительной особенностью стационара является его трансграничное расположение: 728 га расположены на российской стороне, 884.1 га – на казахстанской стороне. Постановлением № 719 от 16 июня 1997 г. Правительством Российской Федерации территория стационара с российской стороны получила статус «Памятник природы федерального значения».



Сотрудники Джаныбекского стационара в 1978 г., слева – направо: М. К. Сапанов, А. Ф. Большаков, А. А. Роде, Г. П. Максимюк, С. Д. Эрперт

Research Staff of the Dzhanibek Station in 1978, from left to right: M. K. Sapanov, A. F. Bolshakov, A. A. Rode, G. P. Maximyuk, and S. D. Erpert



Дендрарий Джаныбекского стационара (аэрофотоснимок начала 1980-х гг.)

Dzhanybek Station Arboretum (aerial photo from the early 1980s)

предела снежного покрова, динамикой уровня грунтовых вод, интенсивностью и периодичностью весеннего стока талых вод, регистрацией сильных метелей и ливней, отметкой продолжительности засух и суховеев. Проводятся ежегодные наблюдения за состоянием лесных культур и отдельных видов деревьев и кустарников, максимальной продуктивностью целинных фитоценозов на солончаковых солонцах, светло-каштановых и лугово-каштановых типах почв. Отметим, что нам не известны научные стационары, в том числе за рубежом, которые были бы расположены в аридных регионах и где проводились бы аналогичные длительные комплексные экологические исследования.

На наш взгляд, на современном этапе необходимо продолжение мониторинга природно-климатических условий, в том числе постагрогенной и постпастбищной демутиации земель на фоне изменения климата, а также проведение работ по улучшению лесохозяйственных технологий для фермерских хозяйств.

В рамках международного взаимодействия и сотрудничества было бы перспективно создание межгосударственного научного биологического учреждения на базе трансграничного Джаныбекского стационара для изучения влияния продолжающегося потепления климата на экосистемы суши полупустынного Прикаспийского региона.

Школа Джаныбекского стационара, идеи его основателей и творцов, как и сам рукотворный агролесной ландшафтный оазис, продолжают жить и развиваться.

М. К. Сапанов, М. Л. Сиземская

Институт лесоведения РАН

Россия, 143030, Московская обл., с. Успенское, ул. Советская, д. 21

E-mail: sapanovm@mail.ru

Редактор *А. Б. Мамаев*
Редактор английского текста *С. Л. Шмаков*
Художник обложки *И. Е. Табачишина*
Оригинал-макет подготовлен *В. Г. Табачишиным*
Корректор *Ю. И. Астахова*

Свидетельство о регистрации ПИ №ФС77-23682 от 16.03.2006 г.
в Федеральной службе по надзору за соблюдением законодательства
в сфере массовых коммуникаций и охране культурного наследия
Издатель: Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Институт проблем экологии и эволюции им А.Н. Северцова Российской академии наук
Учредители: Институт проблем экологии и эволюции им А.Н. Северцова Российской академии наук
119071, г. Москва, Ленинский просп., 33;
Государственное образовательное учреждение высшего профессионального образования
«Саратовский государственный университет имени Н. Г. Чернышевского»
410026, г. Саратов, ул. Астраханская, 83

ООО «Товарищество научных изданий КМК».
при участии ИП Михайлова К.Г.
Адрес издательства: 123100 Москва, а/я 16; mikhailov2000@gmail.com

Отпечатано в полном соответствии с качеством предоставленных материалов в ООО «Фотоэксперт».
109316 Москва, Волгоградский проспект, д.42, корп.5, эт.1, пом. I, комн. 6.3-23Н.
Подписано в печать 12.12.2025. Подписано в свет 17.12.2025. Выход в свет 17.12.2025.
Формат 70х100/16. Объём 7,625 печ.л. Бум. мелов. Тираж 50 экз. Цена свободная.

Индекс 9729г (каталог «Пресса России»)

ISSN 1684-7318



9 771684 731009 >

ISSN 1684-7318 ПОВОЛЖСКИЙ ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 2025 №4



ТОВАРИЩЕСТВО
НАУЧНЫХ
ИЗДАНИЙ КМК